

***ISOPHYA RIZEENSIS* (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE)
TÜRÜNDE RENK POLİMORFİZMİNİN KORUNMASINDA
ETKİLİ EVRİMSEL EKOLOJİK SÜREÇLER**

**EVOLUTIONARY ECOLOGICAL PROCESSES
RESPONSIBLE FOR THE MAINTENANCE OF COLOUR
POLYMORPHISM IN *ISOPHYA RIZEENSIS*
(ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE)**

ARDA CEM KUYUCU

**Prof. Dr. SELİM SUALP ÇAĞLAR
Tez Danışmanı**

Hacettepe Üniversitesi
Lisansüstü Eğitim - Öğretim ve Sınav Yönetmeliğinin
Biyoloji Ana Bilim Dalı İçin Öngördüğü
DOKTORA TEZİ
olarak hazırlanmıştır

2013

ARDA CEM KUYUCU'nun Hazırladığı “*Isophya rizeensis* (Orthoptera: Tettigoniidae) Türünde Renk Polimorfizminin Korunmasında Etkili Evrimsel Ekolojik Süreçler” adlı bu çalışma aşağıdaki jüri tarafından **BİYOLOJİ ANABİLİM DALI**'nda **DOKTORA TEZİ** olarak kabul edilmiştir.

Başkan

(Prof. Dr., Nurdan Özer)

Danışman

(Prof. Dr., Selim Sualp Çağlar)

Üye

(Prof. Dr., S. Bülent Alten)

Üye

(Prof. Dr., İrfan Kandemir)

Üye

(Yrd. Doç. Dr., Orhan Mergen)

Bu tez Hacettepe Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü tarafından **DOKTORA TEZİ** olarak onaylanmıştır.

Prof. Dr. Fatma Sevin Düz
Fen Bilimleri Enstitüsü Müdürü

ETİK

Hacettepe Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, tez yazım kurallarına uygun olarak hazırladığım bu tez çalışmada;

- tez içindeki bütün bilgi ve belgeleri akademik kurallar çerçevesinde elde ettiğimi,
- görsel, işitsel ve yazılı tüm bilgi ve sonuçları bilimsel ahlak kurallarına uygun olarak sunduğumu,
- başkalarının eserlerinden yararlanılması durumunda ilgili eserlere bilimsel normlara uygun olarak atıfta bulunduğumu,
- atıfta bulunduğum eserlerin tümünü kaynak olarak gösterdiğimi,
- kullanılan verilerde herhangi bir tahrifat yapmadığımı
- ve bu tezin herhangi bir bölümünü bu üniversite veya başka bir üniversitede başka bir tez çalışması olarak sunmadığımı

beyan ederim.

18 / 06 / 2013

Arda Cem Kuyucu

ÖZET

***ISOPHYA RIZEENSIS* (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE) TÜRÜNDE RENK POLİMORFİZMİNİN KORUNMASINDA ETKİLİ EVRİMSEL EKOLOJİK SÜREÇLER**

ARDA CEM KUYUCU

Doktora, Biyoloji Bölümü

Tez Danışmanı: Prof. Dr. SELİM SUALP ÇAĞLAR

Haziran 2013, 109 sayfa

Isophya rizeensis (Orthoptera: Tettigoniidae) Türkiye’de Doğu Karadeniz Bölgesi’ne endemik olan ve renk bakımından polimorfizm gösteren bir çalı çekirgesi türüdür. Geniş bir yükseklik aralığı boyunca dağılım gösteren bu türde, yüksekliğe bağlı olarak melanizm derecesi azalmaktadır. *I. rizeensis* gösterdiği çarpıcı renklenme polimorfizmi yapısı nedeni ile renk polimorfizminin oluşumunda ve korunmasında etkili uyumsal süreçler ile ilgili hipotezlerin sınanması için uygun bir model canlıdır. Bu çalışma kapsamında *Isophya rizeensis*’de renklenme, yükseklik ve sıcaklık düzenlemesi arasındaki ilişki çeşitli hipotezlerin sınanması yolu ile incelenmiştir. Arazi çalışmaları ile farklı yüksekliklerden farklı renklenmeye sahip çekirgelerin vücut sıcaklığı (T_b) ve çevresel sıcaklık (T_a) ile sıcaklık fazlası (T_{ex}) verileri toplanmış aynı zamanda araziden toplanan canlı bireylerin sıcaklık tercihleri ölçülerek tercih edilen optimal sıcaklık aralıkları (T_{pref}) belirlenmiştir. Bu değer kullanılarak vücut sıcaklığı (D_b) ve çevresel sıcaklığın (D_a) optimal sıcaklıktan sapma değerleri hesaplanmıştır. Ayrıca yapay ışınım koşullarında farklı renkten bireylerin ısınma oranları karşılaştırılmıştır. Sonuçta renklenme ile sıcaklık fazlası ve ısınma hızı arasında belirgin bir ilişki tespit edilememiştir. Aynı zamanda sıcaklık tercihinin yüksekliğe bağlı değişim göstermediği de görülmüştür. Ek olarak farklı yüksekliklerdeki populasyonların genetik farklılaşma dereceleri F_{st} değeri hesaplanarak karşılaştırılmış ve coğrafi uzaklıklar ile F_{st} değerleri arasındaki bağlantı değerlendirilerek uzaklığa bağlı izolasyon (UBİ) örüntüsünün varlığı sınanmış, açık ve koyu renkli populasyonlar arasında nötral genetik varyasyon bakımından bir ayrım olmadığı saptanmıştır. Sonuç olarak incelenen türde renk polimorfizminin korunmasında sıcaklık düzenlemesine bağlı uyumsal süreçlerin etkili olmadığı sonucuna varılmıştır.

Anahtar Kelimeler: *Isophya rizeensis*, renk polimorfizmi, sıcaklık biyolojisi, genetik farklılaşma.

ABSTRACT

EVOLUTIONARY ECOLOGICAL PROCESSES RESPONSIBLE FOR THE MAINTENANCE OF COLOUR POLYMORPHISM IN *ISOPHYA RIZEENSIS* (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE)

ARDA CEM KUYUCU

Doctor of Philosophy, Department of Biology

Supervisor: Prof. Dr. SELİM SUALP ÇAĞLAR

June 2013, 109 pages

Isophya rizeensis (Orthoptera: Tettigoniidae) is a colour polymorphic bush cricket species endemic to the Northeastern Black Sea region of Turkey. The degree of melanism decreases as altitude increases in this species which shows distribution in a wide altitudinal range. Because of its polymorphism, *I. rizeensis* is a convenient model organism for studying the hypotheses about the adaptive processes effective on maintenance and formation of colour polymorphism. In this study, the relationship between colouration, altitude and thermoregulation were investigated by testing several hypotheses. In field studies, body temperature (T_e), environmental temperature (T_a) and temperature excess (T_{ex}) values were measured and also optimal temperature preference (T_{pref}) were identified. With these values we calculated deviations of body temperature (D_b) and environmental temperatures (D_a) from selected optimal temperature. Additionally the heating rates of different colored crickets were measured under artificial radiation conditions. Any significant relation between colouration, temperature excess and heating rates was not detected. Also thermal preference didn't show a significant relation with altitude. Additionally, neutral genetic differentiation levels between populations from varying altitudes were compared by calculating F_{st} values. In addition we tested the existence of Isolation by Distance (IBD). There was not a genetic distinction between dark and light colored population. In conclusion, it can be said that thermoregulation do not have a significant effect on formation and maintenance of colour polymorphism in *Isophya rizeensis*.

Anahtar Kelimeler: *Isophya rizeensis*, colour polymorphism, thermal biology, genetic differentiation.

TEŞEKKÜR

Öncelikle bu tezin planlanmasında ve yürütülmesinde büyük emeği olan tez danışmanım Prof. Dr. Selim Sualp Çağlar'a, gene moleküler ve arazi çalışmalarında büyük yardımını gördüğüm Dr. İsmail Kudret Sağlam ve çalışma arkadaşlarım Araş. Gör. Çağışan Karacaoğlu ve yüksek lisans öğrencisi Duygu Pembe Öksüz'e, moleküler çalışmalardaki büyük yardımları için Aydın Adnan Menderes Üniversitesi öğretim üyeleri Prof. Dr. Fatih M. Şimşek ve Prof. Dr. Celal Ülger'e, teknik konudaki büyük yardımları dolayısı ile teknisyen Salim Çalış'a, Ekoloji Ana Bilim Dalı'ndaki tüm çalışma arkadaşlarıma ve öğretim üyelerine ve son olarak benden desteklerini esirgemeyen sevgili aileme ve dostlarıma teşekkürü borç bilirim.

İÇİNDEKİLER

	<u>Sayfa</u>
ÖZET.....	I
ABSTRACT	III
TEŞEKKÜR.....	V
İÇİNDEKİLER.....	VI
1. GİRİŞ	1
1.1. Genel Bilgi.....	4
1.1.1. Model Canlı.....	4
1.1.2. Sıcaklık Uyumu (Adaptasyonu).....	7
1.1.3. Melanizm	15
1.1.3.1. Termal melanizm hipotezi.....	17
1.1.4. Genetik Farklılaşma	18
1.2. Hipotezler	21
1.2.1. Hipotez 1: Sıcaklık Tercihi ve Karşı Gradyent Varyasyonu	21
1.2.2. Hipotez 2: Vücut Sıcaklığı, Sıcaklık Fazlası ve Renklenme	22
1.2.3. Hipotez 3: Yükseklik ve Sıcaklık Düzenlemesi.....	23
1.2.4 Hipotez 4: Sıcaklık Kapasitesi.....	23
1.2.5. Hipotez 5. Genetik Farklılaşma.....	24
1.2 Materyal ve Yöntem	25
1.2.1. Çalışma Alanı	25
1.2.1.1 Genel iklimsel özellikler	25
1.2.1.2 Bitki örtüsü yapısı	26
1.2.2. Örnek toplanması ve vücut sıcaklığı ölçümlerinin yapılması.....	26
1.2.3. Sıcaklık Tabakalanması Denemeleri ve Sıcaklık Tercihinin Belirlenmesi	32
1.2.4. Sıcaklık Kapasitesi Denemeleri.....	34
1.2.5. Morfolojik Çalışmalar	35
1.2.6. Moleküler Tabanlı Populasyon Genetiği Çalışmaları	40
1.2.6.1. DNA eldesi.....	40
1.2.6.2. Polimeraz zincir tepkimesi (PZT) uygulamaları ve dizilerin belirlenmesi	40

1.2.7. İstatistiksel Analizler.....	41
1.2.7.1. Melanizm derecesinin karşılaştırılması	41
1.2.7.2. Sıcaklık tabakalanması denemeleri	41
1.2.7.3. Vücut sıcaklığı ölçümleri.....	42
1.2.7.4. Sıcaklık kapasitesi deneyleri.....	43
1.2.7.5. Genetik farklılaşmanın ölçülmesi	43
2. SONUÇLAR	46
2.1. Bulgular	46
2.1.1. Melanizm Derecelerinin Karşılaştırılması	46
2.1.3. Vücut Sıcaklığı Ölçümleri ve Sıcaklık Düzenlemesi	49
2.1.4. Sıcaklık Kapasitesi Denemeleri.....	53
2.1.5 Populasyon Genetiği Çalışmaları.....	58
2.2. Tartışma	67
2.2.1. Hipotez 1: Sıcaklık Tercihi ve Karşı Gradyent Varyasyonu	67
2.2.2 Hipotez 2: Vücut Sıcaklığı, Sıcaklık Fazlası ve Renklenme İlişkisi	70
2.2.2.1. Vücut sıcaklığı ve çevresel sıcaklık ilişkisi	70
2.2.2.2. Sıcaklık fazlası.....	72
2.2.3. Yükseklik ve sıcaklık düzenlemesi	75
2.2.4. Sıcaklık kapasitesi	78
2.2.5. Genetik farklılaşma	81
2.2.6. Sonuç.....	86
KAYNAKLAR.....	88
ÖZGEÇMİŞ	108

SİMGELER VE KISALTMALAR

Simgeler

%	Yüzde
C°	Santigrat derece
C	Sıcaklık kapasitesi değeri
σ	Boltzmann sabiti
ε	Yayım (emisivite)
CO ₂	Karbondioksit
O ₂	Oksijen
T _a	Atmosferik sıcaklık
T _e	Operatif çevresel sıcaklık
T _b	Vücut sıcaklığı
T _{ex}	Sıcaklık fazlası
A	Organizma yüzey alanı
Q _{cond}	Kondüksiyon katsayısı
Q _{abs}	Emilim katsayısı
Q _{evap}	Buharlaştırma katsayısı
Q _{emit}	Emisyon katsayısı
Q _{conv}	Konveksiyon katsayısı
Q _{met}	Metabolik ısı üretimi katsayısı
Q _{resp}	Solunum ile ısı kaybı katsayısı
K _{conv}	Konveksiyon ile ısı kaybı oranı
T _{pref}	Tercih edilen optimal sıcaklık aralığı
D _b	Vücut sıcaklığının optimal tercih aralığından sapması
D _e	Operatif çevresel sıcaklığın optimal tercih aralığından sapması
D _a	Atmosferik sıcaklığın optimal tercih aralığından sapması

H_e	Heterozigotluk oranı (Genetik çeşitlilik).
F_{st}	Genetik yapıya bağlı olarak populasyonlar arası farklılaşma oranı
H_t	Tüm populasyonlar için hesaplanan ortalama genetik çeşitlilik
H_s	Populasyonların herbiri için hesaplanan ortalama genetik çeşitlilik
N_e	Efektif populasyon büyüklüğü
r^2	r-squared, Determinasyon katsayısı (doğrusal regresyon için)
p	Olasılık, gözlemlenen farkın şansa bağlı olarak ortaya çıkmış olma olasılığı.
Q_{st}	Kantitatif genetik özelliklere bağlı olarak hesaplanan populasyonlar arası farklılaşma oranı

Kısaltmalar

dk	dakika
g	gram
w	Watt
nm	nanometre
mm	milimetre
cm	santimetre
m	metre
km	kilometre
m^2	metrekare
uv	Morötesi
Dopa	Dihidroksifenilalanin
UBİ	Uzaklığa bağlı izolasyon
BMOS	Büyüme mevsimi ortalama sıcaklığı
BMOY	Büyüme mevsimi ortalama yağışı
N	Örneklem büyüklüğü
TE	Tris-EDTA

rpm	Revolutions per minute (dakika başına dönüş sayısı)
DNA	Deoksiribonükleik Asit
PZT	Polimeraz zincir tepkimesi
COI	Cytochrome Oxidase-I
mtDNA	Mitokondriyel DNA
MgCl ₂	Magnezyum Diklorür
dNTP	Deoksiribonükleotit
ANOVA	Analysis of Variance (Varyans analizi)
ANCOVA	Kovaryans Analizi
SS	Sum of squares (kareler toplamı)
MS	Mean squares (kareler ortalaması)
SD	Serbestlik derecesi

1. GİRİŞ

Renk polimorfizmi Huxley'den [1] beri, kendi içerisinde eşleşen bir populasyonda iki veya daha fazla belirgin, genetik olarak belirlenen renk morflarının varlığı olarak tanımlanmıştır. Renk polimorfizmi durumunda, bu morflardan en seyrek olanı, sadece şansa bağlı olarak, geri dönüşlü mutasyon sonucunda beklenen değer için çok fazla yaygındır. Renk polimorfizmi çalışmalarında yakın zamanda yeniden güçlenen bir bakış açısı, evrimsel biyolojiye temel teşkil eden iki alana odaklanmaktadır: (1) doğada genetik varyasyonu koruyan süreçlerin ve (2) türleşmenin çalışılması [2] .

Doğal populasyonlarda görülen renk polimorfizminin nedenlerini genel olarak iki başlık altına alabiliriz.

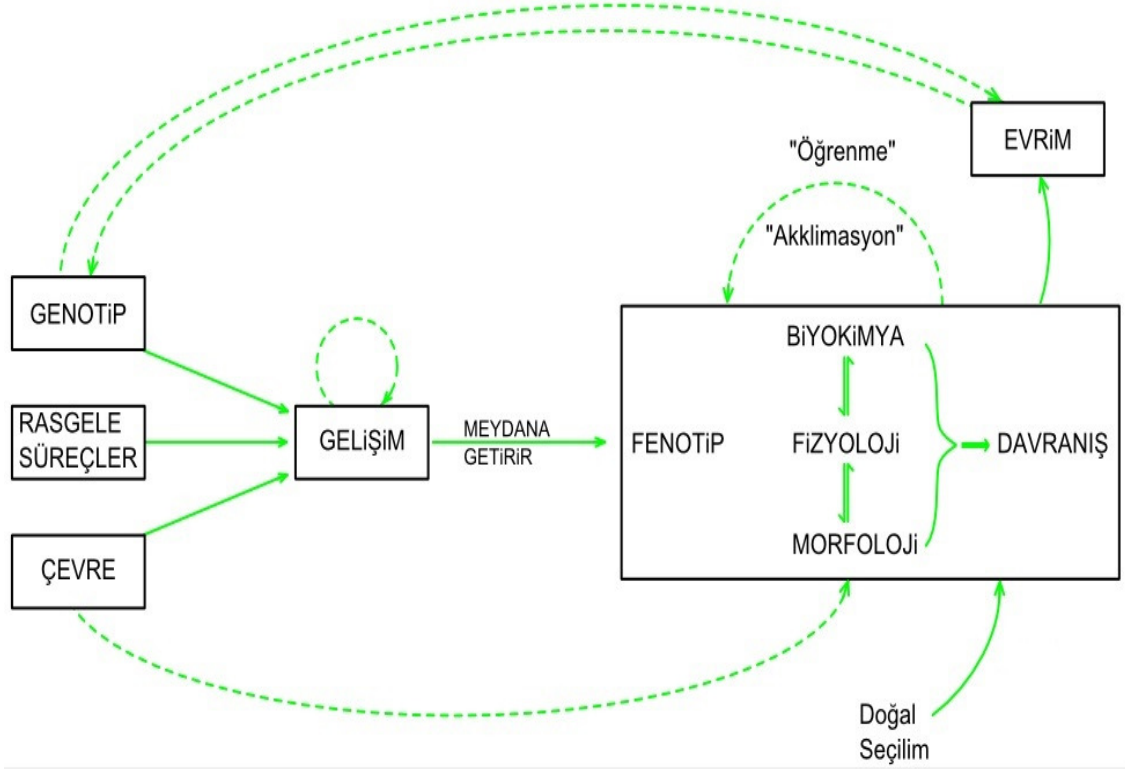
1- Uyumsuz olmayan, rastgele etkenler (genetik sürüklenme, kurucu etkisi)

2- Uyumsuz etkenler (ayırıcı seçilim, dallanan seçilim)

Türlerin içinde görülmekte olan belirgin (görülebilir) varyasyonun varlığından sorumlu evrimsel mekanizmaların aydınlatılmasına yönelik geleneksel bir yaklaşım; farklı morfların frekanslarının alansal ve zamansal örüntülerinin, çeşitli hipotezlerin öngörülerini ışığında incelenmesidir [3]. Polimorfizmin uyumsuz temelleri incelenirken tür içi polimorfizmin oluşturduğu farklı fenotipik yapıların doğal yaşam ortamında gösterdikleri fizyolojik varyasyonun çalışılması, polimorfizm ve uyum arasındaki ilişkilerin aydınlatılmasında önem taşımaktadır.

Ekofizyoloji çalışmalarında, incelenen hayvanın fizyolojik parametrelerinin doğal yaşam ortamında çalışılmasına özel bir ağırlık verilmelidir. Laboratuvar ortamlarında tutulan canlıların, bir kaç kuşak sonrasında alındıkları atasal populasyondan uzaklaştığını belirten çok sayıda örnek vardır. İşte bu nedenlerle hayvanları kendi habitatları ve ihtiyaçları çerçevesinde incelemek büyük önem taşır [4]. Ekolojik ya da çevresel fizyolojinin temel amacı hayvanların doğal çevrelerine nasıl uyum ve bu doğal çevrelerde faaliyet gösterdiğinin anlaşılmasıdır. Özellikle çarpıcı olan, çoğu hayvan türünün aşırı bir fizyolojik adaptasyona ihtiyaç duymadan bunun yerine en zor çevresel şartlarla başetmek için davranışsal stratejiler geliştirme yoluna gitmesidir. Dikkat edilmesi gereken diğer bir husus ise

şudur; fizyoloji, davranışsal, ekolojik ve yaşam öyküsü stratejilerinden izole edilemez ve bunun yanısıra evrimsel ve moleküler çalışmalardan yardım almalıdır. Bu yüzden de çevresel uyum (adaptasyon) disiplinler arası ve tamamen entegre bir çalışma olmalıdır [4] (Şekil 1.1).



Şekil 1.1. Genotip ve çevre gelişimsel süreçler yoluyla etkileşim göstererek belli bir fenotipi oluştururlar. Fenotip bir dizi biyokimyasal, fizyolojik ve morfolojik özelliği içermektedir. Bu özelliklere aynı zamanda diğer fenotipik özelliklerin sınırladığı davranış da dahildir Willmer [4]'dan uyarlanmıştır.

Renklenme, uyumun (adaptasyonun) moleküler temellerinin çalışılması konusunda, zaman geçtikçe daha da önemli bir konuma doğru ilerlemektedir. Bunun nedenlerini şöyle sıralayabiliriz: 1) Renk varyasyonuna doğal populasyonlarda sık rastlanır ve bu varyasyon rahatça sayısallaştırılabilir, 2) Renklenmenin seçimsel avantajları yaygın bir şekilde çalışılmış olmakla birlikte fiziksel korunma (UV'ye karşı), sıcaklık düzenlemesi, gizlenme ve son olarak tür içi ya da türler arası sinyal fonksiyonlarını içerir, 3) Meyve sinekleri (*Drosophila*) ve fareler gibi çeşitli organizmalarda gerçekleştirilen genetik çalışmalar, renklenmenin altında yatan genetik örüntüler hakkında çok önemli bilgiler sağlamıştır [5, 6].

Renklenmenin uyumsal temellerinin araştırılmasında başta gelen konulardan birisi sıcaklık düzenlemesidir. Sıcaklık canlıların hemen hemen tüm fizyolojik ve

metabolik süreçleri üzerinde etkili en önemli fiziksel parametrelerden birisidir. Abiyotik parametrelere karşı geliştirilen morfolojik uyum süreçlerinin araştırılması rekabet, eşeysel seçilim, predasyon gibi biyotik koşullara karşı geliştirilen adaptasyonlara göre daha kolay ve daha yaygın olarak çalışılmıştır [7, 8]. Sıcaklık gibi fiziksel parametreler; doğal ortam koşullarında daha rahat ölçülebilmeleri, buna ek olarak da renklenme ve vücut büyüklüğü gibi morfolojik özelliklerle ve ayrıca akklimasyon ve sıcaklık düzenlemesi gibi fiziksel, metabolik ve davranışsal cevap mekanizmaları ile doğrudan karşılaştırılabilirlikleri nedeni ile bu alandaki araştırmalarda öncelik sahibidir [9]. Buna ek olarak yapay koşullar altında fiziksel parametrelerin bir kısmı sabit tutulmak kaydıyla sadece değerlendirilen fiziksel koşullar (sıcaklık, tuzluluk, pH vs.) değiştirilerek, bu koşullara karşı geliştirilmiş adaptasyonların altyapısı hakkında bilgi sahibi olunabilir [4, 10, 11]. Aynı türün farklı alanlarda yayılım gösteren populasyonlarının morfolojik özellikleri üzerinde belirgin bir seçilim baskısını oluşturabilecek farklı çevre koşulları ile karşılaşması, populasyonlar arasındaki gen akışında bir kesintiye de neden olabilir. Bu durum özellikle eğimi fazla olan yükseklik kademelenmeleri boyunca yayılım gösteren, dispersal yeteneği kısıtlı böcek türlerinde belirgin farklılaşma örüntülerini ortaya çıkarabilir [12]. Dağlık alanlarda, yüksek çeşitlilik gösteren sert çevre koşulları ile parçalı ve izole habitat yapısı bir araya gelmektedir, bu nedenle bu alanlar böceklerde mikro-evrim ve adaptasyon çalışmaları için önemli odak noktalarıdır [13-15].

Doğu Karadeniz Bölgesi'nde yer alan Kaçkar Dağları'na endemik bir çalı çekirgesi türü olan *Isophya rizeensis* (Orthoptera: Tettigoniidae), yükseklikle birlikte belirgin bir renk varyasyonu göstermektedir [16]. Geniş bir yükseklik aralığı boyunca ortalama mevsimsel sıcaklık koşullarının da belirgin bir çeşitlilik gösterdiği alanlarda dağılım gösteren bu tür, renklenme ve sıcaklık adaptasyonu arasındaki ilişkinin çalışılması için uygun bir model organizmadır. İkinci olarak, gösterdiği parçalı habitat yapısı nedeni ile populasyonlar arası genetik farklılaşmanın morfoloji ve sıcaklık düzenlemesi cevaplarındaki farklılıklar ile karşılaştırılabileceği bir örnek teşkil etmektedir.

Bu çalışma kapsamında *I. rizeensis* türünde görülen renk polimorfizminin oluşumunu ve korunmasını sağlayan aday uyumsal mekanizmalardan sıcaklık düzenlemesi ele alınmıştır. Renklenme ve sıcaklık adaptasyonu arasındaki ilişkinin

sınanması amacıyla kurulan hipotezler, arazi ve laboratuvar çalışmalarında elde edilen çevresel, fizyolojik, morfolojik ve populasyonların genetik yapısı hakkındaki veriler değerlendirilerek sınanmıştır.

1.1. Genel Bilgi

1.1.1. Model Canlı

Isophya Brunner von Wattenwyl cinsine bağlı çalı çekirgeleri, Palearktik bölgede Phaneropterinae alt-familyasının en geniş cinslerinden birisidir [17]. Çoğunlukla Doğu ve Güneydoğu Avrupa, Anadolu ve Kafkaslar'da yayılış gösteren *Isophya* türlerinin, genellikle yayılış gösterdiği alanlarda dağılımları parçalı ve kısıtlıdır [18-20]. Türkiye'de çok sayıda *Isophya* türü mevcut olup, bunların önemli bir bölümü de Anadolu'ya endemik türlerdir [21-23].

Çizelge 1.1 *Isophya rizeensis*'in sistematik durumu

***Isophya rizeensis* Sevgili 2003**

Takım : Orthoptera
Alt Takım : Ensifera
Üst Familya : Tettigoinidae
Familya : Tettigoniidae
Alt Familya : Phaneropterinae
Cins : <i>Isophya</i> Brunner von Wattenwyl
Tür : <i>Isophya rizeensis</i> Sevgili, 2003

Çalı çekirgesi *I. rizeensis* göreceli olarak büyük (17,7–25.0 mm uzunluğunda), körelmiş kanatlara sahip, Anadolu'ya endemik bir türdür [23]. Bu türün yayılışı, Kuzey Doğu Anadolu'nun Kaçkar Dağları bölgesinde bulunan Fırtına Vadisi ve çevresindeki vadiler ile sınırlıdır [16, 24]. Geniş bir yükseklik aralığında yayılım gösteren *I. rizeensis* populasyonları 350-2300 metre yükseklikleri arasında dağılım göstermektedir.

Isophya rizeensis tamamiyle univoltin bir türdür ve bir yıl içerisinde sadece bir kuşak oluşturur. Çiftleşme sonrası dişiler yumurtaları nemli bitki örtüsü ya da toprağa bırakırlar. Yumurtalar kış mevsimini diyapoz halinde geçirirler. İlk nimf çıkışı 1500 metrenin altındaki alçak alanlarda mayıs ayının ortalarından sonuna kadar meydana gelirken, 1500 metrenin üzerindeki yüksek enlemlerde ise nimf çıkışı Temmuz ayının ortalarına kadar gecikebilir [25].

Nimfden ergine gelişim süresi yükseklikler arasında değişim göstermez ve yaklaşık olarak 3 haftalık bir süreyi kapsar. Alçak bölgelerde erginler temmuz ayının sonu ve ağustos ayının başına kadar görülebilir, yüksek alanlarda (>1500 m) ise erginlerin ağustos ayının sonu ile eylül ayının başına kadar hayatta kalabildiği belirtilmiştir [26]. Diurnal olarak gündüzleri aktif olan *I. rizeensis*, geceleri, kapalı, soğuk ve yağışlı havalarda bitki örtüsünün altında gizlenir. Güneşli havalarda ise bitki örtüsünün üst katmanlarına çıkarak güneşlenme yoluyla sıcaklık düzenlemesi davranışı gösterir. Güneşlenme davranışı sırasında vücudun dorsali ile güneş arasındaki açığı ayarlayarak güneş ışınımı emilimini düzenler. Tamamen herbivor olan bu tür, dağılım gösterdiği parçalı habitat alanlarında bulunan *Rubus spp.*, *Sambucus nigra*, *Plantago lanceolata*, *Rumex* ve *Salvia* gibi çift çenekli otsu bitkilerin üzerinde bulunur ve bu bitkilerin yapraklarıyla beslenir. Bununla birlikte beslenmenin dışında *Urtica dioica* ve *Pteridium* gibi çeşitli bitkileri de korunma ve barınma amaçlı olarak kullanır.

Dişi ve erkekler arasında belirgin bir eşeysel dimorfizm görülmektedir [26]. Çoğu böcek türünde olduğu gibi dişiler erkeklere göre belirgin olarak daha büyüktür. Diğer Phaneropterinae üyelerinde olduğu gibi dişilerin ovipozitör organları kama biçimindedir ve dişiler bu organları yardımıyla çiftleşme sonrası yumurtaları bitki örtüsü ya da toprağın içine bırakırlar. *Isophya rizeensis* erkeklerinde çoğu Tettigoniidae üyesinde olduğu gibi, çiftleşme öncesi eş bulma amaçlı tegminal stridülasyon (ses çıkarma) görülür. Tettigoniidae üyelerinin ayırıcı özelliklerinden birisi ses çıkarmak için özelleşmiş olan kanat yapısıdır. Bu grubun üyelerinin sahip olduğu asimetric kanat yapısında, sol ön kanat sağ ön kanadın üzerini örter, eşleşme zamanlarında, erkeklerin sol ön kanadının altında bulunan diş benzeri çıkıntılarının bulunduğu alan sağ ön kanada sürtülerek frekansı ve tonu türe özgü olarak değişen bir çağrı sesi çıkarılır [27]. Orthoptera türlerinde akustik haberleşme eş bulmada oldukça önemli bir etkidir. Çağrı sesinden sonra dişinin

gösterdiği pozitif fonotaksi (sese yönelim) dişilerin erkeklere doğru yönelimi üzerinde en önemli etkenlerden birisi olmakla birlikte, çağrı sesleri çağrıyı yapan bireyle ilgili konumdan daha fazla bilgi vererek eş seçimi ve eşleşme başarısında daha büyük bir rol oynayabilir [27]. Bazı Orthoptera türlerinde çağrı parametreleri ile çağrıyı yapan bireyin uyumsallıkla (fitness) ilgili çeşitli özellikleri arasında bağlantı olduğu belirtilmiştir [28, 29]. Çalı çekirgelerinde ise, Lehmann ve Lehmann [30] yaptıkları çalışma ile *Poecilimon zimmeri* türünde akustik sinyallerin, dişiler tarafından erkeklerin vücut ve spermatofor büyüklüğünün göstergeleri olarak algılanabildiğini göstermişlerdir. Tüm çalı çekirgelerinin çeşitli akustik sinyalleri algıladıkları temel duyu organları (ses duyu organı) ise her iki ön tibianın üst kısmında bulunan bir çift timpanik organdır [27, 31].

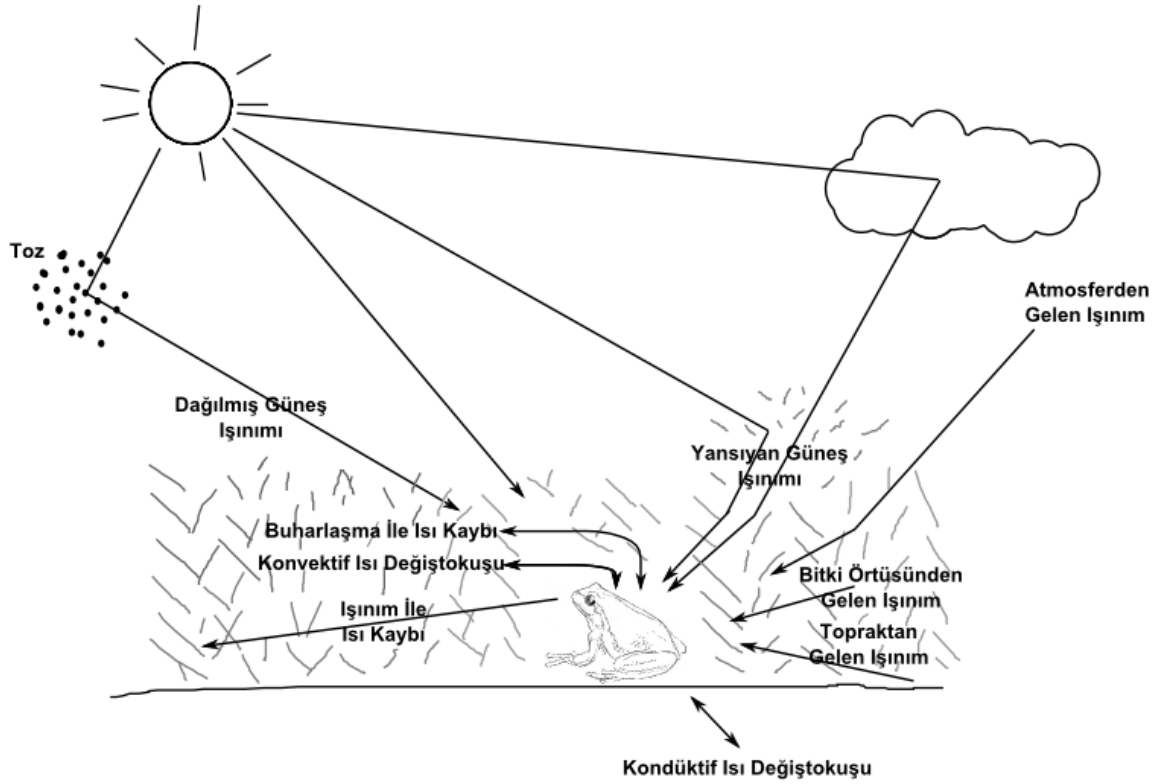
Isophya rizeensis renk bakımından, yüksekliğe bağlı olarak belirgin bir polimorfizm örüntüsü göstermektedir, 1000 m yüksekliğin altında konumlanmış olan populasyonlarda siyah renkli melanik bireylerin oranı oldukça yüksek iken, bunun üzerindeki populasyonlarda melanik bireylerin populasyon içindeki oranı giderek azalmakta ve populasyonların büyük kısmını yeşil ve koyu yeşil renkli bireyler oluşturmaktadır [26, 32]. Renk polimorfizmi dişî bireylere kıyasla erkeklerde çok daha belirgin olmakla birlikte, ortalama melanizm derecesi de erkek bireylerde daha yüksektir. Tüm populasyonlarda dişî ve erkek nimfler açık yeşil renklidir ve renk polimorfizmi örüntüsünü oluşturan renk değişimi son nimf evresinden ergine geçiş sırasında meydana gelir.

Renk polimorfizmi örüntüleri çeşitli Orthoptera türlerinde sıklıkla çalışılan konulardan birisidir. Orthoptera türlerinde renk polimorfizmi ile bağlantılı olarak en yaygın incelenen adaptasyonlara sıcaklık düzenlemesi [33-37], predasyondan sakınma [38-40] ve patojen direnci [41-45] dahildir. Bu türlerde gözlemlenen ikinci belirgin polimorfizm örüntüsü ise vücut büyüklüğü varyasyonudur. Vücut büyüklüğünün yükseklikle birlikte artış gösterdiği, 1600-1900 metre yükseklikler arasındaki populasyonlarda en yüksek değeri aldığı, ancak bu noktadan sonra tekrar düşüş göstererek dışbükey bir vücut büyüklüğü eğrisi örüntüsü tespit edilmiştir [24]. Çağlar et al. [24] *I. rizeensis* için sıcaklık, mevsimsellik ve yağış gibi çevresel etkenlerin gözlemlenen bu vücut büyüklüğü örüntüsü üzerindeki etkilerini değerlendirmiş ve sonuç olarak vücut büyüklüğü üzerinde nem/yağış miktarı ve mevsimselliğin sıcaklığa göre daha büyük etkiye sahip olduğunu belirtmişlerdir.

1.1.2. Sıcaklık Uyumu (Adaptasyonu)

Tüm yaşam, termal enerjinin bir devamlılık içerisinde akış gösterdiği bir ortam içerisinde bulunur. Tüm kimyasal tepkimeler az ya da çok oranda sıcaklığa bağlıdır ve tüm fizyolojik süreçler aslında sıcaklığın bir fonksiyonu olarak gösterilebilir. Genel olarak sıcaklık düştükçe fizyolojik süreçler ve kimyasal tepkimeler yavaşlama eğilimi gösterirken, sıcaklık yükseldiği zaman da bu süreçler hızlanır [7]. Bundan ötürü sıcaklık, biyolojide organizmaların hemen hemen tüm metabolik ve fizyolojik süreçlerini etkileyen etkenlerin en önemlilerinden birisi ve hatta belki de en önemlisidir. Bu biyolojik süreçler arasında büyüme, hayatta kalım ve üreme ile ilgili zamansal örüntüleri [10, 46-48] ve vücut büyüklüğü, populasyon yoğunluğu ve tür çeşitliliği gibi alansal örüntüleri sayabiliriz [10, 49].

Sıcaklığın canlıların yaşamındaki büyük önemine karşın, canlıların fiziksel çevreleri sabit olmayıp; zaman ve mekan bakımından değişim gösterir. Çevresel koşullardaki değişimler canlılarda stres, hasar ve hatta ölüme neden olabilir. Çevresel koşullardaki küçük değişimler bile canlıların büyüme, üreme ya da sosyal etkileşim gibi faaliyetlerinin fizyolojik kapasitelerini (performansını) azaltabilir ya da engelleyebilir. Canlılar çevresel koşullardaki dalgalanmalara uyum sağlayabilmek için; davranış, akklimasyon, sıcaklık stresi cevaplarını içeren farklı uyum tipleri geliştirmişlerdir [9]. Farklı sıcaklık koşullarına karşı geliştirilen uyumsal mekanizmaları incelemeye önce, canlı ve fiziksel çevresi arasındaki ısı alışverişini düzenleyen süreçleri ele almamız önem taşımaktadır. Bir organizmanın sıcaklığı, onun tüm moleküllerinin sahip olduğu toplam kinetik enerji düzeyinin sayısal bir ölçütüdür. Bu ölçüt canlı ve fiziksel çevresi arasındaki ısı akışının kapasitesini belirler [11, 50]. Eğer canlı çevresi ile aynı sıcaklığa sahip ise bu durumda canlının çevresi ile sıcaklık dengesi içinde olduğunu söyleyebiliriz (yani aralarında net bir ısı akışı yoktur). Buna karşın canlı ve çevresi sıcaklık bakımından farklılık gösteriyorsa bu durumda sıcaklığı daha yüksek olan varlık (entity) ısı kaybeder ve daha düşük sıcaklığa sahip olan varlığa doğru ısı akışı meydana gelir. Bu ısı akış mekanizmaları, canlının içinde bulunduğu fiziksel koşullara bağlı olarak, farklı ısı alışveriş mekanizmaları ile meydana gelebilir. Bu farklı ısı alışveriş mekanizmaları karasal canlılar söz konusu olduğu zaman çoğunlukla; konveksiyon, ışınım (radyasyon) ve buharlaşmayı içerir [7].(Şekil 1.2).



Şekil 1.2. Karasal bir ektoterm ile fiziksel çevresi arasındaki ısı alışverişi mekanizmaları. Angilletta [11]'dan uyarlanmıştır.

Çoğu karasal ektoterm, tecrübe ettikleri sıcaklık aralığı içerisinde, göreceli olarak yüksek bir sıcaklık aralığına uyum sağlamıştır [4]. Yüksek vücut sıcaklıkları ve buna uygun olarak adaptasyonun gelişimi, enzim fizyolojisi, yaşam öyküsü özellikleri ve bağışıklık tarafından tetiklenmektedir. Çoğu enzim göreceli olarak dar bir sıcaklık menzili içerisinde etkin bir şekilde faaliyet gösterir ve bu sıcaklık aralığının üzerinde ise etki özelliklerini önemli ölçüde yitirirler. Çünkü açılarak (koagüle olarak) etkin yapılarını kaybederler, bununla birlikte sıcaklık düştükçe de enzimlerin katalitik etkinliğinde düşüş gözlenir ve biyokimyasal faaliyetler yavaşlar [51]. Soğuğa uyum sağlamış enzimler ise düşük sıcaklıklarda etkinliklerini korumalarına karşın, yüksek sıcaklıklarda yapıları homolog enzimlere göre çok daha kolay bozulma gösterir [52]. Sonuçta göreceli olarak yüksek sıcaklık varyasyonuna sahip çevrelerde, enzimler sıcaklık spektrumunun üst ölçeğindeki bir optimal aralık içerisinde en yüksek faaliyeti gösterecek şekilde seçilime uğrar. Sonuç olarak hem daha yüksek bir tolerans (hoşgörü) sağlanır hem de aşırı ısınmadan kaçınılmış olur [53]. Ayrıca, ektotermelerde yüksek vücut sıcaklıkları daha hızlı gelişmeyi sağlar. Sonuçta sıcaklığın üzerinde önemli etki sahibi olduğu

gelişim zamanındaki varyasyon, yaşam döngüsü düzenlemesinin ve mevsimsel habitatlardaki esnekliğin önemli bileşenlerinden birisidir [54-56].

Canlıların sıcaklık ile olan ilişkilerini iki boyut altında inceleyebiliriz.

1. Canlıların performanslarının buldukları sıcaklık ile bağlantısını incelemektedir (sıcaklık duyarlılığı). Bu çerçevede canlıları geliştirdikleri adaptasyonlara göre iki uç nokta arasında kalan bir devamlılık ölçeği içerisinde ele alabiliriz; bir uca belli bir sıcaklığa özelleşme gösteren canlıları (termal özelleşmeciler), diğer uca ise geniş bir sıcaklık aralığında iyi performans gösteren canlıları (termal genleciler) yerleştirebiliriz.

2. Canlılar vücut sıcaklıklarını ayarlama yetileri bakımından değerlendirilirler. Bu boyut içerisinde de iki uç nokta olduğunu varsayarsak, bir uçta farklı sıcaklık derecelerinde belli bir vücut sıcaklığını koruyan canlılar (mükemmel sıcaklık düzenleyiciler), diğer uçta ise çevresel sıcaklığa bağlı olarak vücut sıcaklıkları değişim gösteren canlılar bulunur (mükemmel termokonformlar). Yeryüzündeki tüm canlılar bu uç noktaların sınırladığı düzlemler içinde yer almaktadır [11].

Yükseklik kademeleri boyunca fiziksel ortamdaki değişimler biyolojik komüniteler üzerinde büyük etki yapabilir. Yükseklik ile birlikte değişim gösteren bu fiziksel parametrelere sıcaklık, morötesi (UV) ışınım derecesi, atmosferik gaz basıncı (CO_2 , O_2 basıncı) ve rüzgâr hızını örnek verebiliriz [15]. Bu çevresel etkenlerin içerisinde canlılar açısından belki de en önemli parametre, tüm metabolik ve fizyolojik faaliyetlere olan etkisine ek olarak diğer fiziksel parametreler üzerinde de önemli etkiye sahip olduğu için, sıcaklıktır [57]. Teorik olarak kuru hava (atmosfer) adiabatik olarak kilometre başına $9,88\text{ }^{\circ}\text{C}$ soğuma gösterir [58]. Ancak hava nadiren tamamen kurudur. Nemli hava yükseldiği ve soğuduğu zaman su yoğunlaşır ve sonuçta ısı açığa çıkar bu da adiabatik soğumayı azaltan bir etkendir. Sonuçta çoğu ılıman ve tropik bölge dağları için bu adiabatik soğuma oranı km başına $6,0$ ile $6,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ arasında değişim göstermektedir [59, 60]. Yüksekliğe bağlı olarak fiziksel koşullarda meydana gelen bu değişim, enlemsel değişimlere göre çok daha hızlı bir değişimi simgeler. Göreceli olarak kısa bir mesafede fiziksel çevre koşullarının bu derece yüksek oranda bir değişim göstermesi, bu alan içerisinde yayılım gösteren populasyonların üzerindeki

çevresel seçim baskısının da alanlar arasında varyasyon göstermesine neden olabilir [60, 61]. Canlıların farklı enlemlerde ve yüksekliklerde bulunan popülasyonlarının sahip olduğu morfolojik, fizyolojik ve yaşam öyküsü çeşitliliği çok sayıda evrimsel ve ekolojik çalışmanın konusu olmuştur [62]. Eklembacaklılarda incelenen bu fizyolojik ve morfolojik polimorfizm tiplerine, renk polimorfizmi [63-66], vücut büyüklüğü [56, 67-70], metabolik hız [71-75], büyüme ve gelişme hızı [76-78] gibi davranışsal fizyolojik ve yaşam öyküsü karakterleri dâhildir.

Hoşgörü aralıklarının altında ya da üstündeki sıcaklık koşulları ile karşı karşıya olan canlılar, bu duruma iki farklı temel yoldan cevap verebilirler: Birinci cevap davranışsal, metabolik ve fizyolojik yollardan vücut sıcaklığının düzenlenmesini içerir. Bu şekilde bir canlı sıcaklık fizyolojisi üzerinde bir dereceye kadar kontrol yeteneğine sahiptir ve vücut sıcaklığını düzenleyerek belli aralıklar içerisinde tutmaya çalışır. İkinci cevap ise canlının sıcaklık duyarlılığını ayarlamasını içerir. Buna hem kısa süreli süreçler (aklimasyon, akklimatizasyon) hem de uzun süreli süreçler (evrimsel adaptasyon) dâhildir. Akklimasyon terimi, sıcaklık biyolojisi kapsamında genellikle göreceli olarak uzun bir zaman aralığı içerisinde deneysel koşullar altındaki farklı sıcaklık koşulları ile karşı karşıya kalan bir canlının, oluşan stres koşullarını hafifletmek amacıyla geçirdiği fiziksel ve davranışsal değişimleri belirtir [9, 79, 80]. Akklimasyonun yaygın bir başka tanımı ise şudur; bir bireyin belli bir çevresel koşul ile karşı karşıya kaldığı zaman, gösterdiği kalıtsal olmayan ve sıklıkla geri dönüşlü olan adaptasyonlar [80, 81]. Sıcaklık şoku cevabı ise akklimasyondan farklı olarak canlıların tolerans sınırının üzerindeki sıcaklıklar ile ani karşılaşmalar sonucunda meydana gelen ve genellikle sıcaklık şoku proteinlerinin (Hsp) ifadesini içeren cevapları kapsamaktadır [82, 83]. Sıcaklık şoku cevabı en yaygın olarak *Drosophila* türlerinde çalışılmıştır, bu cevabı oluşturan sıcaklık şoku proteinleri (Hsp) genellikle proteinlerin katlanma yapılarını etkileyen şaperonları içermektedir [84, 85].

Tolerans seviyesinin altındaki sıcaklık koşulları ile karşılaşma sonucunda (soğuk şoku) canlının sıcaklık toleransının alt sınırını düşüren geri dönüşlü değişimler ise soğuk sertleşmesi (Hardening) olarak tanımlanır [57, 86, 87].

Bu çalışma kapsamında *I. rizeensis* türünde odaklanılan ana konu davranışsal sıcaklık düzenlemesidir. Bu nedenle sıcaklık düzenlemesi üzerinde daha çok durulacaktır.

1.1.2.1. Sıcaklık düzenlemesi (termoregülasyon)

Canlılar sıcaklık değişkenliğine karşı çeşitli uyumsal stratejiler geliştirmiştir. Canlılar tarafından seçilen bu stratejiler, canlıların kaynak kazanımı ve bölüşümünü düzenleyerek yaşam öykülerinde belirleyici bir rol oynar. Sıcaklık duyarlılığı, sıcaklık düzenlemesi ve yaşam öyküsü, birbirleri ile etkileşim göstererek değişken çevrelerde adaptasyonun yönünü belirler [7, 10].

Özellikle, ılıman, arktik ve alpin iklimlerde bulunan çoğu univoltin ektotermik hayvan türü, yaşam döngülerini tamamlama açısından mevsim uzunluğunun sınırlayıcı etkisi ile karşı karşıyadır. Bu yüzden, genellikle göreceli olarak daha hızlı gelişim göstermelidirler [53, 88, 89]. Vücut sıcaklığı da gelişim ve büyüme hızı üzerinde büyük etkiye sahiptir [90]. Buna ek olarak vücut sıcaklığı lokomasyon, beslenme, eş bulma, yırtıcılardan kaçış, alan savunması gibi çeşitli uyumsal özellikler ile ilişkili performans süreçleri üzerinde de doğrudan etkiye sahiptir [91, 92]. Sonuç olarak ektotermik canlılar çeşitli uyumsal stratejiler yoluyla vücut sıcaklıklarını belli bir optimal sıcaklık aralığında korumak için çeşitli uyumsal mekanizmalar geliştirmiştir. Bu adaptasyonların en önemlileri arasında metabolik ısı üretimi ve davranışsal sıcaklık düzenlemesini sayabiliriz. Çok sayıda böcek türünde metabolik ısı üretimi rapor edilmiştir. Özellikle iyi uçucu olan bazı böcek türlerinde (özellikle hymenoptera ve diptera gruplarında), çoğunlukla uçuş öncesi kanat kaslarının titreşimi yolu ile belirgin bir metabolik ısı üretimi gerçekleşir ve hatta topluluk halinde yaşayan sosyal böceklerde kümelenmenin etkisi ile birlikte bu durum uzun süreli endotermiye kadar varabilir [93, 94]. Çoğunlukla dağlık alanlarda yayılım gösteren kanat kasları körelmiş olan türler, genellikle bu tip bir metabolik ısı üretim mekanizmasından yoksundurlar. Bu nedenle, bu tip alpin türler sıcaklık düzenlemesi için mikro-iklimsel farklılıkları ve güneş enerjisini kullanmaya dayalı davranışsal düzenleme yollarına daha büyük bir bağımlılık gösterirler [60]. Bahsedildiği gibi, metabolik ısı üretimi endotermlere kıyasla nispeten daha sınırlı bir ölçekte olduğu için sıcaklık düzenlemesi davranışı, ektotermik hayvanların sıcaklık ile ilgili en önemli anahtar etkileşimlerinden biri ve çoğu ektotermik canlının habitatlarındaki ortalama sıcaklığın üzerinde ya da altında bir vücut sıcaklığını korumasının nedenlerinden birisidir [53]. Sıcaklık düzenlemesi amaçlı davranış örüntüleri, özellikle sürüngen [61, 95] ve böcek [37, 96] türlerinde çarpıcıdır ve yaygın olarak çalışılmıştır. Vücut sıcaklığı

ektotermelerde sađ kalım, fekondite (dođurđanlık) ve fertilitte (verimlilik) dahil eřitli uyum parametrelerini etkilediđi iin, deđiřken kořullara sahip evrelerde belirli bir optimal vcut sıcaklık aralıđını korumanın uyumsal avantajları olabilir [90, 97, 98]. Sıcaklıđın uyum parametreleri zerindeki bu etkisine bađlı olarak, ok sayıda ektotermik tr vcut sıcaklıklarını belli bir optimal sıcaklık aralıđında koruyabilmek iin eřitli davranıřsal sıcaklık dzenlemesi mekanizmaları geliřtirmiřtir [99-101]. Sıcaklık dzenlemesine bađlı talepler, aynı zamanda vcut byklđ ve renk rnts gibi eřitli morfolojik rntlerin evrimleřmesini de řekillendirmiřtir [102].

Belirli evresel kořulların bir canlının vcut sıcaklıđını nasıl etkilediđinin anlařılmasında, operatif sıcaklık (T_e) kavramının anlařılması nem tařımaktadır. Operatif sıcaklık, metabolik ısı retimi ve buharlařma ile sođumanın ihmal edilebildiđi bir ortamda bir canlının vcut sıcaklıđını temsil eden bir parametredir [11, 103, 104]

Bakken ve Gates [105] operatif sıcaklıđı matematiksel terimler ile gstermek iin bir canlı ve evresi arasındaki ısı alıřveriřini modellemiřlerdir. Bu modelleme de Angilletta [11] tarafından ařađıda zetlenmiřtir. Canlının yzeyindeki ısı kayıplarını ve kazanımlarını řu forml ile gsterebiliriz:

$$Q_{cond} + Q_{abs} = Q_{evap} + Q_{emit} + Q_{conv}$$

Q_{cond} , Q_{abs} , Q_{evap} , Q_{emit} ve Q_{conv} parametreleri burada sırasıyla kondksiyon, emilim (abs), buharlařma (evap), emisyon (emit) ve konveksiyon (conv) tarafından oluřturulan ısı akıřı oranlarını gstermektedir. Q_{cond} parametresi burada organizmanın vcut merkezi ve yzeyi arasındaki ısı alıřveriřini gstermektedir. Canlının vcudunun yzeyi ve evre arasındaki kondksiyon derecesini ise bceklerin dahil olduđu belirli karasal hayvanlar iin ihmal edebiliriz. Varsaydıđımız canlıda vcut merkezindeki sıcaklıđı etkileyen etkenleri, bu sefer zamansal deđiřimlerin de dahil olduđu benzer bir forml ile gsterirsek:

$$C \frac{dT_b}{dt} = Q_{met} - Q_{resp} - Q_{cond}$$

C canlının sıcaklık kapasitesi deđerini, T_b merkezi vcut sıcaklıđını gsterirken Q_{met} ve Q_{resp} deđerleri ise metabolizma ile ısı kazanımını ve solunum ile olan kaybı gstermektedir. Yukarıda gsterdiđimiz denklem aslında basit ve temel bir ısı alıřveriři modelini tanımlamaktadır. Aslında bu mekanizmalar canlıların vcut

bölgelerine göre de değişim gösterebilir, ancak temel bir ısı alışverişi örüntüsünün anlaşılması için yukarıdaki denklemler yeterlidir. Yukarıda gösterilen iki temel formülü oluşturan parametrelerin birleştirilmesi yoluyla, canlının yüzeyi ve vücut merkezi arasındaki ısı alışverişinin birbirini dengelediği ve vücut merkezi ile yüzeyinin sıcaklığının değişmediği bir denge noktası gösterilebilir.

Yukarıdaki denklemlerden yararlanarak özellikle böcekler gibi metabolik ısı üretimi ve buharlaşmayı ihmal edebileceğimiz canlı türlerinde, canlının vücut sıcaklığını belirten operatif sıcaklığı (T_e) aşağıdaki denklem ile gösterilebilir [11, 105, 106]. Denklemi oluşturan ara basamaklar detaylı olarak Gates [7] ve Angilletta [11] da gösterilmiştir.

$$T_e \cong T_a + \frac{Q_{abs} - A\sigma\epsilon T_a^4}{K_{conv} + 4A\sigma\epsilon T_a^4}$$

Burada T_a atmosfer sıcaklığını, Q_{abs} güneş ışınımı emilimi oranını, A organizmanın yüzey alanını, σ Boltzmann sabitini, ϵ ise canlının yayımını (emisivite) temsil etmektedir. Bu durumda ektotermik canlılarda operatif sıcaklık değeri (T_e), vücut sıcaklığında konveksiyonun oluşturduğu bir kayıp (K_{conv}) ile birlikte güneş ışınımının oluşturduğu bir artışı göstermektedir. Sıcaklık düzenlemesi örüntülerinin incelenmesinde yaygın olarak kullanılan yöntemlerden birisi, doğrudan vücut sıcaklığı ve hava sıcaklığı (çevresel sıcaklık) arasındaki farklılığın karşılaştırılmasıdır [107]. Ancak yapılan çalışmalarda bu yöntemin tek başına yeterli olamayabileceği belirtilmiştir [108]. Örneğin Heath [108] içi su ile dolu olan teneke kutuları güneşli bir günde dışarıda bekletmiş ve sıcaklıklarını kaydetmiştir. Sonuçta teneke kutuların sıcaklıklarının çevre sıcaklığına kıyasla genel olarak daha yüksek olduğunu belirtmiştir, hem de aktif bir sıcaklık düzenlemesine sahip olmamalarına rağmen! Bu durum şunu göstermektedir, bir canlının vücut sıcaklığının çevre sıcaklığından farklılık göstermesi her zaman sıcaklık düzenlemesi anlamına gelmeyebilir [11]. Davranış ve fizyoloji, ektotermik ve endotermik çoğu canlının sıcaklık düzenlemesinde önemli yere sahiptir. Öyleki sadece davranışsal sıcaklık düzenlemesi yolu ile ektotermik olmalarına karşın, farklı sıcaklık koşullarında belirli bir optimal vücut sıcaklığını koruyan çok sayıda canlı rapor edilmiştir [109-112]. Sıcaklık düzenlemesinin araştırılmasında davranışsal sıcaklık tercihi verileri bu konuda önemli bulgular sağlamaktadır. Sıcaklık tercihi ile ilgili en iyi bulguları, diğer çevresel etkenlerin kısıtlandığı yapay

sıcaklık arenaları sağlamaktadır [11, 37, 113, 114]. Bu arenalar genellikle içine yerleştirilen canlının tercih edebileceği farklı sıcaklık aralıklarının bulunduğu doğrusal ve dairesel gibi çeşitli şekil ve büyüklüğe sahip tabakalanma düzeneklerinden oluşmaktadır. Bu tip bir düzeneğin en büyük avantajı, bir zaman ölçeği içerisinde, kademelenme içerisindeki canlının seçtiği sıcaklık frekanslarının değerlendirilerek o canlının optimal sıcaklık tercihi hakkında bilgi elde edilebilmesidir. Bu sıcaklık tercihi aralığı, çalışılan canlının yayılım gösterdiği alandaki vücut ve çevresel sıcaklık verileri ile biraraya getirildiği zaman, canlının sıcaklık düzenlemesinin derecesi hakkında önemli bilgi sağlayabilir [115]. Hertz et. al [115] tarafından sıcaklık düzenlemesinin sayısal bir indeks halinde hesaplanması için bir model oluşturulmuştur. Bu modelde öncelikle canlı için tespit edilen sıcaklık tercihi aralığı (T_{pref}) belirlenir. Arazide ölçülen vücut sıcaklıklarının (T_b), tercih (T_{pref}) değerinden sapması D_b değerini oluşturur. Aynı şekilde canlının bulunduğu alandaki operatif çevresel sıcaklık (T_e) değerinin T_{pref} değerinden sapması ise D_e değerini oluşturur. Sıcaklık düzenlemesi indeksi ise $1-D_b/D_e$ değeri olarak hesaplanır.

Evrimsel biyoloji çalışmalarında renk ile birlikte böceklerde çalışılan temel polimorfizm örüntülerinden bir diğeri de vücut büyüklüğü örüntüleridir [56, 116]. Vücut büyüklüğü böceklerde fekondite, verimlilik, eş seçimi, ömür uzunluğu, predasyondan korunma, aşırı sıcaklıktan korunma, desikasyon (kuruma) ve patojen direnci gibi doğrudan ve dolaylı olarak uyum ile ilişkili olan çeşitli yaşam öyküsü ve ekolojik parametreler üzerinde etkilidir [54, 90, 117]. Ektotermelerde vücut büyüklüğü üzerinde etkili en önemli iki yaşam öyküsü parametresi, gelişim ve büyüme hızlarıdır [69, 118]. Mevsimsellik ve çevresel sıcaklık, ektotermik organizmaların büyüme ve gelişme hızları üzerinde önemli etkiye sahiptir. Bu etkenler birbirleri ile etkileşim halinde ektotermelerde yükseklik ve enlemsel olarak değişim gösteren karmaşık vücut büyüklüğü örüntüleri oluşturur. Bu tip örüntüleri açıklamak için geliştirilmiş hipotezlerden birisi de “*Sıcaklık-Vücut Büyüklüğü*” kuralıdır. Bu kural düşük sıcaklıkta gelişim gösteren ektotermik organizmaların, daha yüksek sıcaklıkta gelişenlere göre, daha geç ve daha büyük vücut büyüklüğü ile erginleşmesini öngörür [118-120]. Bu hipotez, ektotermik organizmalarda gözlenen yükseklik ve enlem artışı ile vücut büyüklüğünün pozitif korelasyon örüntülerini sıcaklık ve gelişim hızı ilişkisi ile açıklama yoluna gider. Bununla

birlikte yükseklik ve enlem artışı ile birlikte büyüme mevsimi süresinin kısalması, gelişim için gerekli zaman azaltacaktır. Bu durumda da yükseklik ve enlem ile negatif korelasyon gösteren bir vücut büyüklüğü örüntüsü gözlenebilir [78]. Çevresel sıcaklık, güneş ışınımı, mevsim uzunluğu gibi çevresel parametrelerle büyüme ve gelişme hızı, voltinizm gibi yaşam öyküsü parametrelerinin diferansiyel etkileşimi karmaşık uzlaşılar (trade-off) ile sonuçlanır. Bu durum ektotermik canlılarda yükseklik ve enlem ile birlikte çeşitli vücut büyüklüğü örüntülerinin ortaya çıkışını tetiklemektedir. Bazı ektotermik türlerde yükseklik ve enlem ile negatif bir korelasyon gösteren vücut büyüklüğü örüntüleri gözlemlenirken [121-124], bazı türlerde ise pozitif bir korelasyon gözlemlenir [56, 89]. Genel olarak pozitif korelasyon örüntüleri sıcaklık-vücut büyüklüğü kuralı tarafından açıklanırken [118, 125-128], negatif korelasyon örüntüleri de yükseklik ve enlem artışı ile birlikte mevsimselliğin artışı ve büyüme için gerekli sürenin kısalmasıyla açıklanmaktadır [62, 78, 88, 129]. Bazı türlerde dağılım aralığında belli noktalarda voltinizmde görülen değişimler (yıllık olarak bir kuşaktan iki kuşağa geçiş) ise Testere Dişi olarak da isimlendirilen dalgalı varyasyon örüntülerini ortaya çıkarabilmektedir [67, 130].

1.1.3. Melanizm

Melanizm, ya tür içi bir polimorfizm ya da yakın bağlantılı türler arasında tutarlı (sürekli) bir varyasyon örüntüsü şeklinde, daha koyu renkli bireylerin varlığı olarak tanımlanır [131]. Böceklerde melanizm ve pigmentasyon yüksek derecede değişken bir özelliktir ve türler arasında, aynı türün farklı populasyonları arasında ve aynı populasyon içerisindeki bireyler arasında önemli farklılıklar gözlemlenebilir [132, 133]. Pigmentasyon ya da melanizm derecesi, aynı zamanda bireylerin yaşam dönemleri ve farklı vücut kısımları arasında da farklılık gösterir. İçerdiği fenotipik çeşitlilik derecesi, ekoloji ve evrimdeki uyumsal rolü, genetiğinin ve gelişiminin detaylı olarak çalışılmış olması nedeniyle böceklerde pigmentasyon ve melanizm, fenotipik varyasyonu oluşturan evrimsel ve gelişimsel süreçler arasındaki karşılıklı etkileşimlerin incelenmesi için önemli fırsatlar sunmaktadır [133]. Böceklerde fenilalanini önce tirozine dönüştüren, sonrasında ise dopa, dopamin ve N-beta-analil-dopamini siyah, kahverengi ve sarı pigmentlere dönüştüren dallanmış bir biyokimyasal yol ile melanin sentezi gerçekleşir. Böceklerde bulunan diğer pigmentlere karotenoidler (turuncu-sarı) ve flavonoidler

(mavimsi tonlar) dahildir. Buna ek olarak, kelebeklerdeki papiliokromlar gibi sadece bazı böcek gruplarına özgü pigmentler bulunur [131, 133-135].

Bununla birlikte pigmentasyon örüntülerinin oluşumu pleiotropi [131, 133], fenotipik esneklik [136, 137] ve davranış [138] gibi genetik, gelişimsel ve ekolojik süreçler tarafından da etkilenir [139, 140]. Ontogeni sırasında sıcaklık, yırtıcı baskısı, fotoperiyod ve populasyon yoğunluğu gibi uzun süreli çevresel sinyallerin etkisi, melanin üretimini artırma ya da azaltma yönünde etkili olabilir (gelişimsel esneklik) [74, 141, 142].

Ektotermlerde melanizmin rolünün açıklanması genellikle zor olmuştur. Melanizmin uyumsal rolleri için önerilen çeşitli hipotezleri ise şöyle sıralayabiliriz.

1. **Sıcaklık düzenlemesi:** Bu hipotez termal melanizm olarak da bilinir: termal melanizm hipotezi renklenme (melanizm) bakımından farklılık gösteren bireylerin güneş ışınımı altında ısınma hızı ve sıcaklık kapasitelerinin farklılık göstermesini öngörür. Buna bağlı olarak soğuk bölgelerde koyu renkli bireylerin açık renkli bireylere göre uyumsal bir avantajı olacaktır [35, 143, 144].
2. **Kriptik renklenme:** Canlının üzerinde bulunduğu arkaplan ile uyumlu bir renk örüntüsü göstererek, bu sayede doğal düşmanları tarafından tespit edilmeyi zorlaştırma ya da tam tersi eğer yırtıcı bir canlıysa avı tarafından zor farkedilmesi durumunu tanımlar [145-147].
3. **Aposematizm:** Canlının bulunduğu zemin ya da arkaplan ile kıyaslandığında dikkat çekici bir renklenme örüntüsüne sahip olması durumudur. Aposematizm genellikle potansiyel predatörlere karşı, toksisite ya da kötü tad için bir uyarıdır [131, 148, 149].
4. **Morötesi (UV) ışımandan korunma:** Melanin pigmenti özellikle yükseklik artışı ile birlikte etkisi artan zararlı morötesi (UV) ışınların kutikulanın altındaki katmanlara ulaşmasını önleyerek, bu ışınlara karşı koruyucu bir engel görevi görebilir [60, 150].
5. **Hastalık direnci:** Melanizm sıcaklık düzenlemesine olan etkisine ek olarak, melanin üretimi ve bağışıklık sistemi metabolizmasındaki ortak yollar nedeni ile patojen direncine katkı sağlayabilir [41, 43, 44, 151]
6. **Eşeyssel seçilim:** Özellikle erkek bireylerin gösterdiği renklenme örüntüleri dişiler tarafından fark edilmede ve eşleşmenin kabulünde önemli rol

oynayabilir, bu durumları eşeyssel seçim dahilinde değerlendirebiliriz [2, 152].

1.1.3.1. Termal melanizm hipotezi

Biyofizik modelleri, canlılar ve çevreleri arasındaki enerji akışını sayısallaştırarak, ektotermik canlıların sıcaklık (termal) dengeleri hakkında tahminde bulunmayı sağlamaktadır. Örneğin benzer şekil ve büyüklükte olan, ancak derilerinin yansıtım derecesi bakımından farklılık gösteren iki ektotermik birey aynı çevresel şartlar altında bulunduğu zaman, koyu renkli birey (daha düşük deri reflektansına sahip) açık renkli bireylerden (daha yüksek deri reflektansı) daha fazla derecede güneş ışınımını emecektir. Sonuç olarak koyu renkli birey, daha hızlı bir şekilde daha yüksek bir vücut sıcaklığı denge noktasına ulaşacaktır [35, 143]. Termal melanizm hipotezinin ektotermikler için temel olarak dört adet varsayımı vardır; 1) Gün içerisinde hareketli (aktif) olan (diurnal) populasyonlar ya da türlerde, koyu renkli bireyler açık renklilere göre daha soğuk iklim koşullarına sahip alanlarda bulunurlar, 2) Melanizm soğuk iklim koşullarında uyumsal olarak avantaj oluşturur, 3) Melanizm ve vücut büyüklüğü arasında bir uzlaşma (trade-off) söz konusudur, 4) Renk, davranış ve fizyoloji birlikte uyum (ko-adaptasyon) gösterirler [140].

Aynı çevre koşulları altında derinin yansıtma derecesi (reflektansı) bakımından farklılık gösteren bireylerin ısınma hızlarını ve denge sıcaklıklarını ölçen deneysel çalışmalar, genellikle termal melanizm hipotezinin öngördüklerine yakın sonuçlar ortaya koymuştur. Bu sonuçlar daha düşük yüzey yansıtma derecesi sayesinde daha hızlı bir şekilde güneş ışınımını emeceği için, koyu renkli bireylerde termal melanizmin sıcaklık düzenlemesinde önemli bir yere sahip olduğunu göstermektedir [35, 74, 153]. Ancak bu çalışmalarda melanizm derecesi ile birlikte değerlendirilmesi gereken diğer bir faktör, vücut büyüklüğü varyasyonudur. Çünkü bir canlının kütlesi, ısı emilim hızını ve denge sıcaklığını etkileyen bir başka önemli parametredir [45, 63, 154]. Artan enlem ve yükseklik ile birlikte, soğuk izole ortamların ve soğuk mevsim koşullarının etkisinin artışı ile ilişkili olarak ektotermik canlılarda melanik formların frekansında gözlemlenen artış çeşitli çalışmalarda incelenmiştir [64, 115, 155, 156].

Bu tez çalışması kapsamında da bir yükseklik gradienti boyunca yayılım gösteren ve renk bakımından polimorfik bir çalı çekirgesi türünde vücut renklenmesinin sıcaklık düzenlemesi ile olan ilişkisi incelenmiştir. *I. rizeensis*, Türkiye’de Kuzey

Doğu Anadolu bölgesinde yayılım gösteren endemik bir çalı çekirgesi türüdür. Bu türü de içeren Barbitistinae tribüsü yüksek dağ habitatlarına özelleşme gösteren, kanat yapısı körelmiş (brakipter) Phaneropterinae türlerini içermektedir [157]. Buna ek olarak *I. rizensis* morfoloji bakımından belirgin tür içi polimorfizm örüntüleri göstermektedir. Bu türde ilkin olarak göze çarpan örüntü koyu renkli melanik morfların alçak alanlardaki habitatlarda, yeşil renkli daha açık renkli morfların ise daha yüksek alanlardaki habitatlarda daha yoğun bulunduğu belirgin bir renk polimorfizmi örüntüsü göstermesidir. [16, 26]. Gözlenen bu renk polimorfizmi örüntüsü çarpıcıdır, çünkü termal melanizm hipotezinden beklenen yapıya ters bir örüntü oluşturmaktadır. İkinci çarpıcı polimorfizm örüntüsü ise vücut büyüklüğüdür, vücut büyüklüğü yükseklik ile ilişkili olarak eğrisel bir korelasyon göstermektedir, vücut büyüklüğü yükseklik birlikte artmakta, ancak belli bir yüksekliğin üzerinde tekrar azalmaktadır, Çağlar et al. [24] gözlenen bu vücut büyüklüğü örüntüsünün büyük oranda mevsimsellik ve yağış parametrelerine bağlı olduğunu belirtmiştir.

Renk ve buna ek olarak vücut büyüklüğü açısından, yüksekliğe bağlı olarak gösterdiği varyasyon nedeniyle *I. rizeensis* özellikle sıcaklıkla ilgili çeşitli uyumsal hipotezlerin sınanması için önemli bir model oluşturmaktadır.

1.1.4. Genetik Farklılaşma

Seçilim, genetik sürüklenme, mutasyon ve göç gibi diğer güçlerin doğal populasyonlardaki varyasyon örüntülerini nasıl şekillendirdiği, populasyon genetiği ve evrimsel biyolojinin merkezindeki konulardandır [158]. Dağılım alanı içerisinde tür içi morfolojik varyasyon gösteren türlerde gözlemlenen bu polimorfizmin oluşumunda ve korunmasında, farklı çevresel koşulların oluşturduğu seçim baskısının ne derece etkili olduğu çalışılırken, öncelikle populasyonlar arası gen akışı ve izolasyon örüntülerinin ortaya çıkarılması önem taşımaktadır.

Bu tip birbirinden ayrı morfolojik tiplerin görüldüğü sistemler, hem teorik hem deneysel açıdan uyumsal genetik varyasyonun çalışılmasında da önemli bilgiler sağlamaktadır [158]. Allopatrik ve simpatrik türleşmenin teorik modelleri, ayrı morfolojik tiplerin aslında eşeyssel ve doğal seçim yolu ile üreme izolasyonunun evrimleşmesindeki ara basamaklar olabileceğini göstermektedir [159-161].

Günümüzde populasyon genetiği çalışmaları için kullanılan mitokondriyel DNA gibi organel kaynaklı ve tekli tekrar dizileri (mikrosatellit) gibi genomik kaynaklı genetik

işaretleyicilerin çoğunluğunun, yapısal olarak nötral oldukları için büyük oranda doğal seçilimin etkisi altında olmama gibi ortak bir özelliği vardır. Bu nedenle seçim bakımından nötral ya da kısaca nötral olarak tanımlanırlar [162]. Sonuç olarak bu işaretleyiciler, çoğunlukla doğrudan türlerin ya da populasyonların uyumsal veya evrimsel potansiyelinin anlaşılması konusunda yeterli bilgi sağlayamazlar [163, 164]. Ancak, bununla birlikte nötral genetik işaretleyiciler kullanılarak populasyonların alansal genetik yapısı ve farklılaşması üzerine elde edilen veriler, populasyonlardaki fenotipik farklılık örüntülerinin genetik sürüklenme ve kurucu etkisi gibi uyumsal olmayan süreçler ile uyumlu bir yapı gösterip göstermediğinin anlaşılmasında yardımcı olabilir [165, 166].

Populasyon genetiği çalışmalarında en yaygın olarak kullanılan istatistiksel ölçülerden birisi gen çeşitliliği ya da heterozigotluk derecesidir (H_e).

H_e değerini şu şekilde hesaplayabiliriz;

$$H_e = 1 - \sum_{i=1}^n p_i^2$$

Bu denklemde p_i^2 belli bir populasyonda incelenen lokustaki i sıralı allelin sıklığını belirtmektedir. Heterozigotluk derecesi (H_e) genellikle lokus başına hesaplanır ve çok sayıda lokus için toplanan değerler üzerinden ortalaması alınır [163, 167].

Populasyon genetiği çalışmalarında, populasyonlardaki farklılaşmanın ölçülmesi için çok sayıda farklı istatistiksel yöntem geliştirilmiştir, bu yöntemlerin arasında en yaygın olarak kullanılanı ise Wright'ın F -istatistiğidir [163, 164, 168, 169].

$$F_{st} = 1 - \frac{H_s}{H_t}$$

H_t , H_e değeri, formülü kullanılarak hesaplanan tüm veri seti için ortalama genetik çeşitliliği; H_s ise bu populasyonların her biri için hesaplanan ortalama genetik çeşitliliği temsil etmektedir. F_{st} populasyonlar içerisindeki genetik varyasyonun seviyesi ile ilgili bir tahmin verir ve bu tahmin üzerinden populasyonların farklılaşması ya da yapısı üzerine bilgi sağlar. Bire yakın F_{st} değeri tüm genetik varyasyonun populasyonlar arasındaki farktan kaynaklandığını, sifıra yakın bir F_{st} değeri ise populasyonların birbirlerinden farklılaşma göstermediği anlamına gelir [163].

Bir türün evrimsel potansiyeli, büyük oranda ya yerel farklılaşma ya da homojenite oluşturan evrimsel güçlerin bir dengesinden oluşur [170]. Farklı etkenlerin göreceli önemi, zaman ve alan ölçeğinde değişim gösterebilir ve bazı olaylar uzun bir zaman boyunca varlığını sürdüren izler bırakabilir [171]. Bu çerçevede tarihsel ve mevcut süreçler arasındaki ayırım, populasyonlar arası farklılaşmanın çalışılmasında anahtar bir nokta olarak kabul edilir. Dispersal, populasyonların bolluğunu, dinamiklerini ve devamlılığını belirleyen anahtar yaşam öyküsü özelliklerinden birisidir [159], evrimsel olarak dispersal, populasyonlar arası gen akışı ve efektif populasyon büyüklüğünü (N_e) belirleyen etkenler arasındadır [172]. Bu nedenle doğal alanlardaki göç oranlarının tahmin edilmesi önem taşımakta, ancak canlıların hareketlerinin doğrudan gözlenmesini içeren çalışmalar lojistik ve mali gereksinimlerinin oldukça yüksek olması nedeniyle sorun oluşturmaktadır [173]. Buna karşın, nötral genetik işaretleyicilerin alansal varyasyonundan oluşturulan, dolaylı göç tahminlerinin elde edilebilmesi göreceli olarak daha kolaydır ve aynı zamanda dispersal ile ilgili zamansal ölçekte ortalaması alınmış bir bakış açısı sağlamaktadır [174, 175].

Gen akışının örüntüsünü ve seviyesini sadece türe özgü olarak ele alamayız, çünkü dispersal aynı zamanda alansal yapının da etkisi altındadır [49, 159, 165, 166, 176]. Bu durum özellikle parçalı yapıya sahip biyotoplarda bulunan türlerde belirgindir. Çünkü uygun habitat parçaları arasındaki hareket kabiliyeti, uygun olmayan ara matriks bölgeleri tarafından kısıtlanmaktadır [172]. Habitatların parçalı bir dağılım gösterdiği bir alan içerisinde, azalmış olan gen akışı, özellikle küçük boyutlu populasyonlarda genetik çeşitliliğin azalmasına neden olabilir [177]. Bu durum aynı zamanda alansal olarak değişim gösteren seçilim ile birlikte etki göstererek, lokal uyumun (adaptasyon) hızını da arttırabilir [178].

Düşük dispersal yeteneğine sahip türler için, birbirine komşu populasyonlar arasında uzak olanlara kıyasla, daha yüksek bir genetik benzerlik oranı beklenir. Genetik uzaklığın coğrafi uzaklık ile doğrusal bir ilişkiye sahip olduğu bu tip bir genetik örüntüye, Uzaklığa Bağlı İzolasyon (UBİ) adı verilir [179]. Dispersal ve genetik sürüklenme koşullarının denge durumunda, UBİ örüntüsü genetik farklılaşma ve coğrafik uzaklıklar arasında pozitif ve belirgin bir korelasyonun olmasıyla açığa çıkar [180, 181]. UBİ'nin tanımlanması göç ve genetik sürüklenme arasında dengenin gösterilmesinde yardımcı olabilir, ayrıca UBİ örüntüsünde

görülen sapmalar populasyonlar arası gen akışının kesintiye uğradığını gösteren işaretler olarak kabul edilebilir [182].

Isophya rizeensis gibi parçalı habitat yapısının yaygın olduğu dağlık alanlara özelleşmiş ve körelmiş kanatlara sahip böcek türleri, dispersal yeteneklerinin kısıtlı olması nedeni ile morfolojik varyasyon ve genetik farklılaşmanın birlikte değerlendirilmesi için uygun model canlılardır. Bu türün populasyonları arasında gözlemlenen renklenme farklılığının, nötral genetik işaretleyiciler kullanılarak elde edilen genetik farklılaşma örüntüsü ile uyumlu bir yapı göstermesi, gözlemlenen fenotipik farklılığın genetik sürüklenme gibi stokastik süreçler tarafından oluşturulduğu ve korunduğunu gösterebilir.

1.2. Hipotezler

Bu tez kapsamında yüksekliğe bağlı olarak renk morflarının frekansı bakımından farklılık gösteren endemik çalı çekirgesi *I. rizeensis*'de, renk poliformizminin sıcaklık adaptasyonu ile olan ilişkisi incelenmiştir. Bu çerçevede sınanan hipotezler sırasıyla şunlardır.

1.2.1. Hipotez 1: Sıcaklık Tercihi ve Karşı Gradyent Varyasyonu

Aynı türün farklı sıcaklık koşulları altında bulunan populasyonlarının sıcaklık tercihlerinin karşılaştırılması önem taşımaktadır. Çok sayıda ektoterm hayvan türü bulunduğu alanlardaki sıcaklık aralıklarında optimal performans göstermek için sıcaklık düzenlemesi bakımından adaptasyon geliştirmiştir. Tür içi populasyonlarda bu optimal sıcaklık tercihinin farklı koşullara sahip habitatlar arasında farklılık göstermesi, populasyonların sıcaklık düzenlemesi bakımından birbirlerinden uyumsal olarak ayırım gösterdiğinin işaretlerinden birisidir [53, 183-185]. Ektotermik türlerde davranışsal sıcaklık düzenlemesinin, özellikle iklimsel koşulların daha sert olduğu alanlarda daha büyük bir seçim baskısı altında olduğu düşünülmektedir [47]. Bir türün, sıcaklığın daha düşük olduğu alanlarda bulunan populasyonlarında bu durumu telafi etmek için davranışsal sıcaklık düzenlemesi bakımından daha güçlü bir eğilim gözlenebilir. Bu durumu, sert çevresel koşulların artışı ile birlikte uyumsal karakterler üzerindeki artan seçim baskısının oluşturduğu bir karşı-gradyent (counter-gradient) varyasyonu olarak tanımlayabiliriz [186]. Bu durumda daha soğuk koşullardaki populasyonların bireylerinin, diğer alanlardaki populasyonların bireylerine kıyasla, daha yüksek

sıcaklıkları tercih etmesi beklenir [185]. *I. rizeensis*, sıcaklığın kademeli olarak azalma gösterdiği bir yükseklik aralığı boyunca parçalı bir dağılım göstermektedir ve bu nedenle bu hipotezin sınanması için bize uygun bir model sunmaktadır.

İlk hipotezimiz *I. rizeensis*'de karşı gradiyent varyasyonunun sınanmasıdır; ***Isophya rizeensis* türünün daha yüksek alanlardaki popülasyonları daha düşük sıcaklık koşullarına sahip ortamlarda buldukları için, bu popülasyonlarda davranışsal sıcaklık tercihi üzerindeki seçilim baskısının derecesi daha büyük olabilir. Bu karşı gradiyent seçilimi nedeniyle yüksek alan popülasyonlarının daha yüksek sıcaklık aralıklarını tercih etmesi beklenir.**

Bu hipotezi sınamak için, bu çalışma kapsamında bir sıcaklık kademelenmesi deneyi tasarlanmış ve *I. rizeensis*'in farklı yüksekliklerdeki popülasyonlarından örneklenen bireylerin bir sıcaklık kademelenmesi düzeneğindeki konumlanma örüntüleri değerlendirilerek farklı yükseklik gruplarının sıcaklık tercihi aralıkları belirlenmiş ve yüksekliğe bağlı sıcaklık tercihi aralıkları karşılaştırılmıştır.

1.2.2. Hipotez 2: Vücut Sıcaklığı, Sıcaklık Fazlası ve Renklenme

Termal melanizm hipotezine göre koyu vücut renklenmesi canlıda daha yüksek bir güneş ışınımı emilimine ve sonuç olarak bireyin daha yüksek vücut denge sıcaklığına ve sıcaklık fazlasına ulaşmasını sağlayarak, koyu renkli morfların vücut sıcaklıklarını açık renkli morflara göre daha etkin düzenlemesini öngörmektedir [140]. Doğal koşullar altında melanik bireyler güneş ışınımını daha fazla emerek açık renkli bireylere kıyasla daha yüksek vücut sıcaklığı ve sıcaklık fazlasına ulaşıyor olabilir. Ancak incelenen tür termal melanizm hipotezinin öngördüğüne ters bir örüntü göstermekte, yükseklik artışına ve sıcaklık düşüşüne paralel olarak melanizm derecesinde azalma gözlenmektedir. Bu nedenle beklentimiz *I. rizeensis* türünde renk morfolojisinin sıcaklık düzenlemesi üzerinde belirgin bir etkisinin olmadığıdır.

Bu nedenle ikinci hipotezimizi bu durumda şu şekilde tanımlayabiliriz; **farklı yüksekliklerde konumlanmış olan *I. rizeensis* popülasyonlarında, vücut renklenmesi ve sıcaklık fazlası arasında belirgin bir ilişki olmamalıdır.**

Bu hipotezi test etmek için arazi koşullarında elde edilen sıcaklık fazlası verileri, renklenme ve sıcaklık düzenlemesinde hesaba katılması bir gereken bir özellik

olan vücut büyüklüğü ile karşılaştırılarak, sıcaklık fazlası ve renklenme arasındaki ilişki değerlendirilmiştir.

1.2.3. Hipotez 3: Yükseklik ve Sıcaklık Düzenlemesi

Sıcaklık tabakalanması denemeleri sonucu elde edilen T_{pref} değerlerine ek olarak, canlıların doğal ortam koşullarında aktif olduğu zaman içerisinde sıcaklık düzenlemesinin ne derecede etkin olduğunun belirlenmesi için, arazi şartlarında vücut sıcaklıklarının ve çevresel sıcaklıkların ölçülmeli ve bu vücut sıcaklığı dağılımının tercih edilen optimal sıcaklık aralığından ne derece sapma gösterdiği bulunmalıdır [47, 115].

Ektoterm türlerin vücut sıcaklıkları çevresel sıcaklığa bağlı olduğu için, farklı sıcaklık koşullarında bulunan popülasyonlardaki bireylerin vücut sıcaklıklarını sıcaklık tercihi aralığında tutma başarısının da farklılık göstermesi beklenir. Çevresel sıcaklığın optimal sıcaklıktan daha yüksek sapma gösterdiği alanlarda, buna bağlı olarak vücut sıcaklığının da tercih aralığından sapma miktarının artması beklenir.

Buna bağlı olarak üçüncü hipotezimiz bu durumda şöyledir; ***I. rizeensis* türünde farklı yüksekliklerde bulunan popülasyonlar, birbirlerinden vücut sıcaklığının çevresel sıcaklıktan sapma dereceleri bakımından farklılık göstermelidir.**

Üçüncü varsayım çerçevesinde, *I. rizeensis* türü için sıcaklık gradienti deneyi sonucunda elde edilen sıcaklık tercihi aralığı verileri, Haziran, Temmuz ve Ağustos aylarında arazide yapılan vücut ve çevre sıcaklığı ölçümleri ile birlikte değerlendirilmiş ve farklı yüksekliklerdeki popülasyonların sıcaklık düzenlemesi örüntüleri ortaya konarak karşılaştırılmıştır. Bu karşılaştırmalarda henüz D_e değerlerinin hesaplanabilmesi için gerekli olan fiziksel modeller oluşturulmadığı için, hesaplanan D_b değerleri D_a değerleri ile karşılaştırılmıştır.

1.2.4 Hipotez 4: Sıcaklık Kapasitesi

Renk polimorfizmi gösteren böcek türlerinde, melanizm derecesinin artmasıyla birlikte vücut yüzeyinin güneş ışığını yansıtma (reflektans) derecesinde düşüş beklenir. Sonuçta güneş ışınımına maruz kalma halinde, daha düşük reflektansa sahip yüzeyler güneş ışınımının daha büyük bir oranını emeceği için daha hızlı ısınacaktır [153, 187]. Çeşitli ektoterm türlerinde renklenme bakımından farklılık gösteren bireylerde renklenmenin vücut sıcaklığı ve ısınma hızı üzerindeki etkisi

laboratuvar kořullarında yapay bir ışınım kaynağı altında gösterilmiştir [35, 74, 188, 189]. *I. rizeensis* türünde daha önceden de değindiğimiz gibi yüksekliğe bağılı olarak Termal Melanizm Hipotezi'nin öngördüğüne ters bir alansal dağılım örüntüsü gözlenmektedir. Bu durumda beklentimiz, Termal Melanizm Hipotezi'nin altında yatan mekanizmaların *I. rizeensis* için geçersiz olduğudur.

Bu nedenle dördüncü hipotezimiz şöyledir; ***I. rizeensis* türünde, yükseklik artışına bağılı olarak melanizm derecesinde bir azalma gözlenmektedir. Bu nedenle türün farklı melanizm derecelerine sahip bireyleri, güneş ışınımı altında ısınma hızı bakımından birbirlerinden farklılık göstermemelidir.**

I. rizeensis türünde renk polimorfizminin sıcaklık kapasitesi ile ilgili uyumsal bir işlevinin olup olmadığının sınanması amacıyla, renk bakımından farklılık gösteren morfların yapay bir ışınım kaynağı altında ısınma oranları laboratuvara getirilen ölü bireyler kullanılarak bir termal kapasite deneyi gerçekleştirilmiş ve farklı renk morflarının ısınma oranları karşılaştırılmıştır.

1.2.5. Hipotez 5. Genetik Farklılaşma

Isophya rizeensis populasyonları arasında gözlemlenen renk polimorfizmi ve genetik yapı arasındaki bağlantının araştırılması için, öncelikle bu türün dağılım gösterdiği farklı yüksekliklere sahip alanlar arasındaki gen akış örüntüsünün ortaya konması gereklidir. Eğer dağılım alanı içerisindeki yerel populasyonlar arasındaki genetik farklılaşma büyük ölçüde populasyonlar arasındaki coğrafi uzaklığa bağılı ise, populasyonlar arası genetik farklılık örüntüsünün Uzaklığa Bağılı İzolasyon (UBİ) örüntüsüne yakın bir yapı ortaya konması beklenir. Genetik farklılaşma derecesinin bu örüntüden uzaklaşması ise, populasyonlar arasındaki gen akışında farklı etki gösteren genetik sürüklenme ya da coğrafi izolasyona bağılı olarak bir kesiklik olduğu anlamına gelir. Yerel populasyonlarda görülen renklenme örüntüsüne yakın bir ayrılma, seçim bakımından nötral olan alanlardaki genetik varyasyon için de gözlemleniyorsa, bu durum populasyonlar arasındaki fenotipik farklılığının uyumsal süreçlerden ziyade genetik sürüklenme gibi stokastik süreçler nedeniyle varlığının korunduğu anlamına gelebilir.

Bu durumda son hipotezimiz şöyledir; ***I. rizeensis* türünde yüksekliğe bağılı olarak renklenmede belirgin bir değişim gözlenmektedir, bu durumda alçak alanlarda bulunan melanizmin yüksek olduğu populasyonlar ile yüksek**

alanlardaki daha düşük melanizm derecesine sahip populasyonların genetik farklılaşma bakımından birbirlerinden ayrı iki gruba ayrılması beklenir.

Bu hipotezin sınanması amacıyla farklı yüksekliklerdeki populasyonlardan alınan bireylerden elde edilen mtDNA COI dizilerinden elde edilen haplotip örüntüleri kullanılmış ve populasyonlar arası gen akışı (F_{st}) parametreleri elde edilmiştir. Ek olarak bu farklılaşmanın coğrafi uzaklıktan ne derece etkilendiğinin anlaşılması için, bu değerler coğrafi uzaklık ile karşılaştırılarak UBI örüntüsüne benzer bir yapının var olup olmadığı sınanmıştır.

1.2 Materyal ve Yöntem

1.2.1. Çalışma Alanı

1.2.1.1 Genel iklimsel özellikler

Bu çalışma kapsamında *I. rizeensis* türünün temel dağılım alanı olan, Rize ilinin Çamlıhemşin ilçesinde bulunan Fırtına Vadisi seçilmiştir. Çalışmalar için 40° 98' 56" ve 40° 79' 15" kuzey enlemleri ile 40° 96' 46" ve 40° 95' 74" doğu boylamları arasında kalan 9 istasyon seçilmiştir. İstasyonların yükseklikleri 620 ve 2300 m arasında değişim göstermektedir. *I. rizeensis* için nimf ve ergin dönemleri yıl içerisinde sadece mayıs ve ağustos ayları arasındaki dönem ile sınırlı olduğu için, bu türde büyüme döneminin (mayıs-ağustos) iklimsel verileri birincil olarak önem taşımaktadır, Çizelge 1.2 de seçilen istasyonların koordinatları ve bu istasyonların büyüme dönemi ortalama sıcaklık ve yağış oranları gösterilmiştir, büyüme mevsimi ortalama sıcaklık ve yağış oranları Çağlar et. al [24] den alınmıştır. İstasyonlar, daha sonra değinileceği gibi alçak, orta ve yüksek olmak üzere üç grup içine alınarak incelenmiştir.

İklimsel olarak çalışma alanının genel olarak alçak bölgelerinde, Doğu Karadeniz Bölgesi'nde yaygın olan okyanus iklimi görülmektedir. Yükseklik arttıkça alpin bölgeye doğru iklim giderek sertleşir. Çamlıhemşin Meteoroloji İstasyonu verilerine göre yıllık ortalama yağış 1296,5 mm olup, en yağışlı dönemin ise 256,1 mm ile sonbahar olduğu belirtilmiştir, en düşük yağış oranı ilkbaharda tespit edilmiştir ve 216,2 mm olduğu rapor edilmiştir [25]. Sağlam, özellikle *I. rizeensis* populasyonlarının en yoğun olarak bulunduğu Fırtına Vadisi'nin yüksekliğe bağlı olarak iki ana iklimsel bölgeye ayrıldığını belirtmektedir. Vadi boyunca 1500 m'nin altındaki alanlar sıcaklığın nispeten daha yüksek olduğu ve daha ılıman alanlar

olarak tanımlanmıştır. 1500 m'nin üzerindeki alanlar ise nispeten daha soğuk ve yağışlı alanlar olarak tanımlanmıştır. Ayrıca, bölgede sis oluşumu oldukça yoğundur ve yükseklik arttıkça sislenme oranı da artış göstermektedir. Sağlam [25] tarafından elde edilen verilere göre, büyüme mevsimi boyunca Fırtına Vadisi boyunca yükseklik artışına paralel olarak toprak ve substrat (bitki örtüsü) sıcaklığı azalmaktadır. Örneğin mikroklimatik sıcaklık ölçümlerinin alındığı en alçak noktada (353 m) toprak sıcaklığı 22,2°C ve substrat sıcaklığı 22,4°C iken, ölçümlerin yapıldığı en yüksek noktada (1839 m) toprak sıcaklığının 14,7°C substrat sıcaklığının ise 16,6°C olduğu belirtilmiştir. Aynı çalışmanın sonuçlarına göre alan içerisinde nemlilik oranı da sıcaklık gibi yükseklik ile birlikte doğrusal bir düşüş göstermektedir. En alçak noktada (353 m) nem oranı %56,5 iken, en üst noktada ise %51,6 olduğu tespit edilmiştir.

1.2.1.2 Bitki örtüsü yapısı

Çalışma alanının temel bitki örtüsünü; alçak ve az dağlık alanlarda Doğu Karadeniz Bölgesi'nde tipik olan *Carpinus betulus* ve *Castanea sativa* ormanları oluşturmaktadır. Yükseklik arttıkça 1100-1300 m aralığında *Fagus orientalis*, 1500-1600 m aralıklarında ise *Pinus silvestris* görülmektedir. Öksin yüksek alanlarda *Pinus sylvestris*, *Rhododendron flavum* ile *Juniperus nana* ve *Vaccinium myrtillus* türlerinin toplulukları sub-alpin bölge vejetasyonunu oluşturmaktadır [190].

Sağlam [25] Fırtına vadisinde *I. rizeensis*'in dağılım alanlarında gerçekleştirdiği vejetasyon çalışmasında, belirlenmiş olan habitat alanlarında toplamda 43 familyaya ait 108 adet bitki türü bulunduğunu tespit etmiştir. Yine Sağlam [25] habitat parçalarının içerdikleri bitki türlerine göre hesapladığı benzerlik indeksinin yüksekliğe bağlı olarak farklılık gösterdiğini tespit etmiş ve sonuçta çalı çekirgelerinin beslenme ve korunma amaçlı olarak bulunmayı tercih ettiği bitki türlerinin de buna göre değişiklik gösterdiğini belirtmiştir.

1.2.2. Örnek toplanması ve vücut sıcaklığı ölçümlerinin yapılması

Isophya rizeensis türünde sıcaklık düzenlemesi derecesinin tespit edilmesi ve vücut sıcaklığı ile çevresel sıcaklık arasındaki ilişkinin incelenmesi amacıyla, çalışma alanı olan Fırtına Vadisi boyunca farklı yüksekliklerde belirlenen 9 istasyonda vücut sıcaklığı ölçümleri yapılmış ve canlı örnekleri toplanmıştır.

Çizelge 1.2. Bu çalışma kapsamında örneklemelerin ve ölçümlerin yapıldığı istasyonlar, koordinatları, örneklem sayıları (N), büyüme mevsimi ortalama sıcaklığı (BMOS) ve büyüme mevsimi ortalama yağış miktarı (BMOY) (Günlük ortalamalar).

İstasyon	Yükseklik (metre)	Grup	Enlem	Boylam	N	BMOS (°C)	BMOY (mm)
1	620	Alçak	40.9856	40.9646	9	18,56	85,20
2	880	Alçak	40.9166	40.9456	8	17,82	62,00
3	1030	Alçak	40.8880	40.9297	11	17,58	59,00
4	1260	Orta	40.8630	40.9342	15	17,02	54,00
5	1500	Orta	40.8705	40.9385	15	15.66	53,20
6	1610	Orta	40.8420	40.9453	14	15.60	52.00
7	1880	Yüksek	40.9239	41.1614	10	13.44	54.80
8	1930	Yüksek	40.7998	40.9217	7	12.98	53.60
9	2300	Yüksek	40.7915	40.9574	12	10,86	57,80

Vücut sıcaklığı ölçümleri, 2011 yılının ağustos ile 2012 yılının haziran, temmuz ve ağustos aylarında gerçekleştirilmiştir. Ölçümler tüm istasyonlarda *I. rizeensis*'in gün içinde aktif olduğu 10⁰⁰-16⁰⁰ saatleri arasında gerçekleştirilmiştir. Ölçümlerde, böcekler için vücut sıcaklığı ölçüm çalışmalarında sıklıkla kullanılan yakala-batır tekniği kullanılmıştır [191-193]. *I. rizeensis* nispeten yumuşak bir integümente sahip olduğu için, yakalanan bireye zarar vermemek amacıyla, termokupl integümentin içerisine batırılmamıştır.

İşlemler sırasıyla şu şekilde yapılmıştır: istasyonda tespit edilen birey bez bir atrap kullanılarak yakalanmış, eldiven giyen araştırmacılardan birisi 5 saniye içerisinde çekirgeyi sabit olarak tutmuş, hemen sonrasında başka bir araştırmacı dijital hassas termometreye (Fluke model 54/II) bağlanmış olan iğne biçimli T tipi bir böcek termokuplunu (Physitemp 29/1, 29 gauge, 0,013 mm) bireyin pronotumunun hemen altındaki alana boylu boyunca -en az yarısı çekirgenin vücuduna değecek şekilde- temas ettirerek sıcaklığı (T_b) kaydetmiştir. Ölü bireyler ile yapılan denemelerde de, çekirgelerin tutulduktan sonra 5 saniye içerisinde vücut sıcaklığında belirgin bir değişim olmadığı gözlenmiştir (< 0,1 °C). Vücut sıcaklığı ölçümünden hemen sonra aynı termokupl kullanılarak bireyin yakalandığı örnekleme noktasının yaklaşık 0,5 cm üzerinden (tahminen çekirgenin vücudunun konumlandığı nokta) çevre sıcaklığı (T_a) kaydedilmiştir. Vücut sıcaklığı ölçümünden sonra ölçümü yapılan çekirgenin renk morfu kaydedilerek beyaz renkli bir işaretleyici kalem ile noktalanarak işaretlenmiş ve her istasyon için ayrı ayrı hazırlanmış olan 30 x 30 x 30 cm ebatlarında, çeperlerine tül gerilmiş tel kafeslere yerleştirilmiştir. Kafesler Çamlıhemşin'de kurulmuş olan deneme laboratuvarına getirilirken, gölgede tutularak çekirgelerin aşırı güneşlenmeden zarar görmesi engellenmiştir. Alandan toplanan örnekler renk morfolojisi bakımından alçak bölgelerden toplanan melanik siyah renkli bireyleri (Şekil 1.3), daha çok yüksek bölgelerden toplanan yeşil renkli bireyleri (Şekil 1.4) ve morfoloji bakımından bu iki morfun arasında bir yerde olan koyu yeşil ve kahverengi bireyleri içermektedir (Şekil 1.5).

Belirlenmiş olan 9 adet istasyondan toplamda 108 adet vücut sıcaklığı ve çevresel sıcaklık ölçümü alınmıştır.



Şekil 1.3. Melanik renklenmeye sahip *Isophya rizeensis* morflarının abdomen ve pronotum görüntüleri.



Şekil 1.4.Yeşil renklenmeye sahip *Isophya rizeensis* morflarının abdomen ve pronotum görüntüleri.



Şekil 1.5. Koyu yeşil ve kahverengi renklenmeye sahip *Isophya rizeensis* morflarının abdomen ve pronotum görüntüleri.

1.2.3. Sıcaklık Tabakalanması Denemeleri ve Sıcaklık Tercihinin Belirlenmesi

Farklı yüksekliklerden canlı olarak örneklenen erkek bireyler, Çamlıhemşin'de kurulan deneme laboratuvarına getirilerek sıcaklık tabakalanması denemelerine alınmış ve farklı yüksekliklerdeki populasyonların sıcaklık tercihi değerleri karşılaştırılmıştır. Bu amaçla 880-2300 metre yükseklikler arasından toplanan 50 adet erkek bireyin, sıcaklık tabakalanması içerisindeki sıcaklık tercihleri ölçülmüştür. Ölçümü yapılacak olan bireyler örneklem istasyonundan alındıktan sonra, bireylerin bulunduğu kafeslerin içine çekirgelerin beslenmesi için taze *Rumex* ve *Sambucus* yaprakları eklenmiş ve orta derece gölgeli bir alanda tutulmuştur. Denemelerin yapıldığı laboratuvarın sıcaklığı hassas dijital bir termometre ile aralıklı olarak ölçülmüş ve ortalama sıcaklık $23,14 \pm 0,36^{\circ}\text{C}$ olarak tespit edilmiştir. Ortalama nem oranı ise bir higrometre kullanılarak ölçülmüş ve %66 olarak belirlenmiştir. Aklimasyonun bireylerin sıcaklık tercihinin olan etkisini en aza indirmek amacıyla çalışma istasyonuna getirilen bireyler hemen ertesi gün sıcaklık tercihi denemelerine alınmıştır.

Düzeneğin kurulması için öncelikle 150 cm uzunluğunda ve 30 cm genişliğinde bir bakır levha hazırlanmış ve bu levhanın uç kısmının altına ısıtma amacıyla bir rezistans ve rezistansın bağlandığı tarafın uç kısımdan 30 cm ileriye de bir dijital termostat bağlanmıştır. Karşı ucun alt kısmına ise plastikten bir buz aküsü haznesi yapılmıştır. Denemelerde, düzeneğin çalıştırılarak termostat 35°C sıcaklığa ayarlanmış, bu sırada diğer uçtaki hazne içerisine soğutucu jel paketleri eklenerek bu uçtan da soğutma sağlanmıştır. Hassas bir termometreye bağlı K tipi termokupl yardımı ile belirli aralıklarla ölçümler alınmış ve sonuçta düzeneğin boyunca 35°C ve 10°C sıcaklıklar arasında değişen bir sıcaklık kademelenmesi oluşturulmuştur. Tüm sıcaklık tercihi denemeleri, bu türün diurnal olarak aktif olduğunun bulunduğu 10^{00} ile 16^{00} saatleri arasında gerçekleştirilmiştir. Sıcaklık tabakalanması düzeneğinde 5 cm yüksekliğindeki siyah bant çekilmiş pleksiglas şeritler ile boydan boya beş adet kulvar oluşturulmuştur. Düzeneğin, yan taraflardan ve yukarıdan hava sirkülasyonunun sağlanması için 10 cm aralıklarla delikler açılmış pleksiglas plakalar ile kapatılmıştır. Oluşturulan koşu bantlarının tabanında ise yaklaşık 5 mm kalınlığında ince bir kum tabakası oluşturulmuştur. Düzeneğin boyunca 5 cm aralıklar ile 28 adet aralık belirlenmiştir.



Şekil 1.6. Sıcaklık tabakalanması düzeneğinde bireylerin sıcaklık tercihi konumlarının gözlenmesi

Denemelerde, önce düzenek çalıştırılmadan akrilik boya kullanılarak işaretlenen bireyler kontrol amaçlı olarak sıcaklık tabakalanması olmayan düzeneğe her kulvarda bir birey olacak şekilde tam orta noktadan yerleştirilerek düzenek kapatılmış ve 1 saat boyunca 5 dk aralıklarla bireylerin konumlandıkları noktalar kaydedilmiştir. Sonrasında bireyler düzenek dışına çıkarılmış ve düzenek çalıştırılıp 20 dakika boyunca sıcaklığın dengeli bir tabakalaşma oluşturması beklenmiştir, bireyler koşu bantlarında orta noktaya yerleştirildikten sonra 1 saat boyunca, 5 dakikalık aralıklarla bireylerin konumlandığı noktalar ve bu noktaların sıcaklıkları dijital termometre ile kaydedilmiştir. Denemelerde 5 kulvardan 3 tanesi kullanılmıştır, yandaki kulvarlardan ise çekirgelerin buldukları konumlar ile aynı hizadan sıcaklık ölçümleri alınmıştır. Önceden yapılan denemelerde de kulvarlar arasında aynı hizada sıcaklık farklılığının oldukça düşük olduğu tespit edilmiştir ($\leq 0,2^{\circ}\text{C}$). Bu değerler kullanılarak bireylerin sıcaklık tercihi aralıkları (T_{pref}) ve ortalama sıcaklık tercihi hesaplanmıştır. Deney sırasında çekirgelerin güneş ışınmasını kullanarak vücut sıcaklıklarını arttırmalarını engellemek amacıyla ortama dışarıdan ışık gelmesi engellenmiş ve deney ortamında aydınlatma tavandaki floresan bir ışık kaynağı ile sağlanmıştır. Piranometre ile odadaki güneş ışınması derecesi ölçüldüğü zaman bu seviyenin etkisiz kabul edilebilecek derecede düşük olduğu görülmüştür ($\leq 1 \text{ w/m}^2$) (Şekil 1.6).

1.2.4. Sıcaklık Kapasitesi Denemeleri

Buz kutuları içerisinde Ankara'daki laboratuvara getirilen bireyler, farklı renklemenin ısı emilimine etkisini incelemek için ayrıca sıcaklık kapasitesi deneylerinde kullanılmıştır. Ölü bireyler araştırma laboratuvarına getirildikten sonra renklemenin bozulmaması için derin dondurucuda -20°C 'de korumaya alınmıştır. Denemede kullanılacak bireyler etüvde 30°C 'de çözüldükten sonra sıcaklık denemelerine alınmıştır. Ölü bireyler seviyesi ayarlanabilir halojen bir lambadan (150w) oluşan ışık kaynağının 14 cm altında bireyin dorsal bölgesi ışık kaynağı ile dik açı oluşturacak biçimde yerleştirilmiştir. Ölçümü yapılacak olan birey yatay olarak yerleştirildikten sonra T tipi iğne biçimli bir termokupl ucu abdomene batırılarak yerleştirilmiştir. İkinci bir termokupl ucu ise kontrol için ölçümü yapılan bireyin 10 cm yanında sabitlenerek dijital termometre her 10 saniyede bir ölçümleri kaydedecek şekilde ayarlanmıştır. Denemelerde farklı renk morflarından toplam 35

erkek birey kullanılmıştır. Her deneme öncesinde denemede kullanılan bireyin vücut kütlesi 0,01 g hassasiyete sahip bir terazide ölçülerek kaydedilmiştir.

Kontrol için ikinci bir boş termokupl ucu, çekirge ile 5 cm aralıkla ışık kaynağı ile aralarındaki mesafe aynı olacak şekilde yerleştirilmiştir. Düzenek soğutucu jel paketleri ile çevrelendikten sonra bireyin sıcaklığının 16°C'ye inmesi beklenmiş ve sonrasında düzenek çalıştırılmıştır. Denemeler her birey için sırasıyla 50 w/m², 150 w/m² ve 300 w/m² ışımaya seviyelerinde tekrarlanmıştır. Deney boyunca düzenek içerisine yerleştirilen bir piranometre (apogee mp 200) ile ışımaya derecesi kontrol edilmiştir. Öncelikle tamamen karanlık koşullarda 10 dakika boyunca beklenerek ölçümler kaydedilmiştir. Sonrasında ışık kaynağı açılarak 10 dakika boyunca ölçüm yapılmıştır. Sıcaklık kapasitesi denemeleri ile ilgili resimler Şekil 1.7. ve Şekil 1.8.'de verilmiştir. Kaydedilen veriler termometreden bilgisayara FlukeView Forms 3.3 programı ile aktarılmış ve istatistiksel değerlendirmeler elde edilen bu zaman ve sıcaklık dağılımları üzerinden gerçekleştirilmiştir (Şekil 1.9.).

1.2.5. Morfolojik Çalışmalar

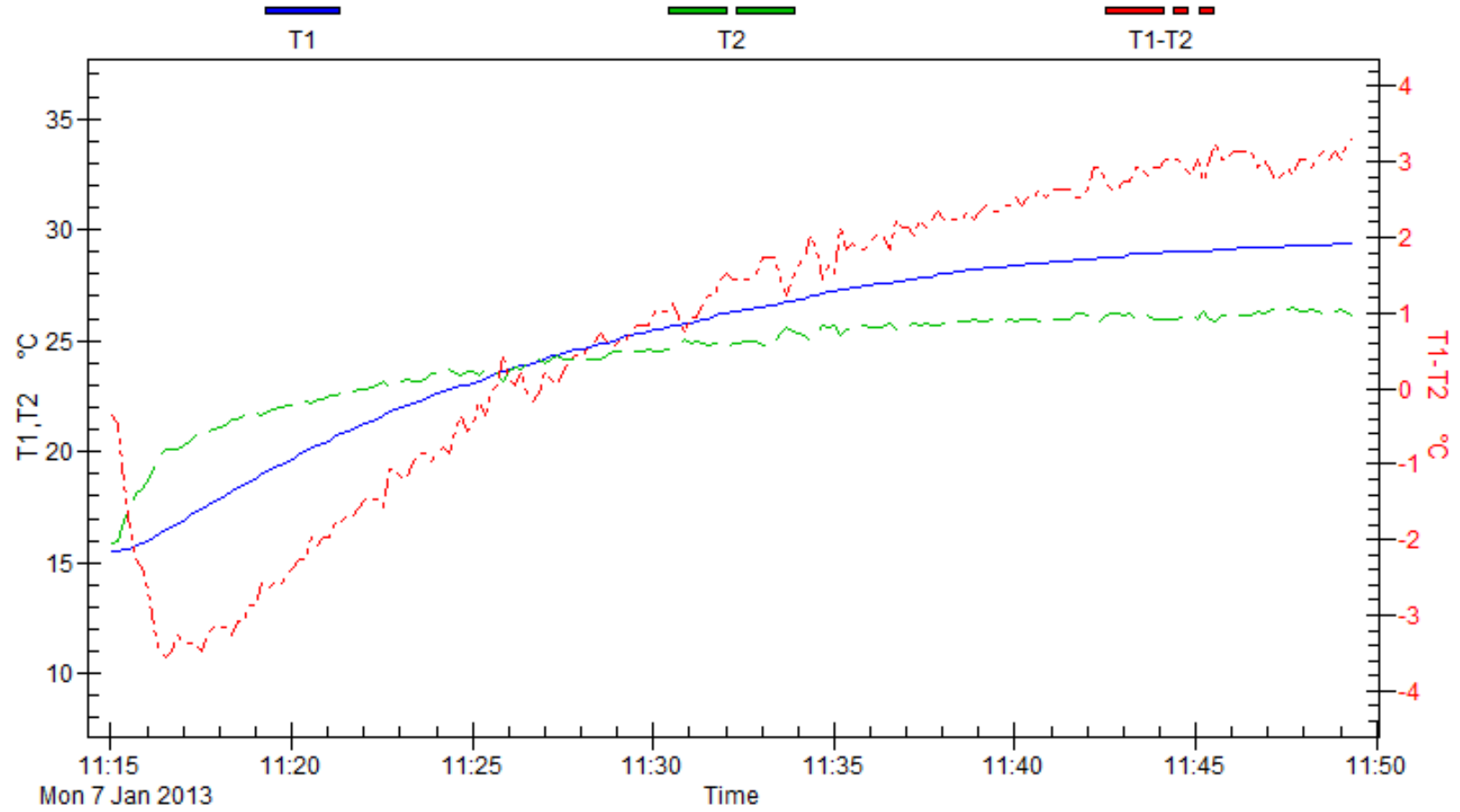
Araziden toplanan bireyler, buz kutuları içerisinde Hacettepe Üniversitesi'ndeki Ekolojik Bilimler Araştırma Laboratuvarına getirilmiş ve morfolojik ölçümler burada gerçekleştirilmiştir. *I. rizeensis*'de daha önce yapılan çalışmalarda vücut büyüklüğü için temel alınan ve belirgin varyasyon gösterdiği tespit edilmiş olan vücut büyüklüğü parametrelerinin ölçümleri alınmıştır [16, 24]. Her bireyin pronotum uzunluğu, pronotum genişliği, sol ve sağ arka femur uzunlukları dijital bir kumpas kullanılarak 0,01 mm'ye kadar ölçülmüştür. Ölçümler her bireyde her karakter için üç defa tekrarlanmış ve alınan üç ölçümün ortalaması son değer olarak kaydedilmiştir. Bu yapılarda (özellikle pronotum) herhangi bir bozukluk olması durumunda ölçümü yapılan birey vücut büyüklüğünü içeren analizlere dahil edilmemiştir. Toplamda 9 adet istasyondan 65 adet erkek birey için ölçüm yapılmıştır. Bu dört etken arasındaki korelasyon matrisi incelendiğinde tüm karakterler arasında çok yüksek bir doğrusal korelasyon görülmektedir ($r^2 \geq 0,7$). Bu nedenle sonraki analizlerde vücut büyüklüğünü temsil etmesi için bu karakterler arasından pronotum uzunluğu seçilmiştir.



Şekil 1.7. Sıcaklık kapasitesinde kullanılan düzeneğin ve örneğin hazırlanması.

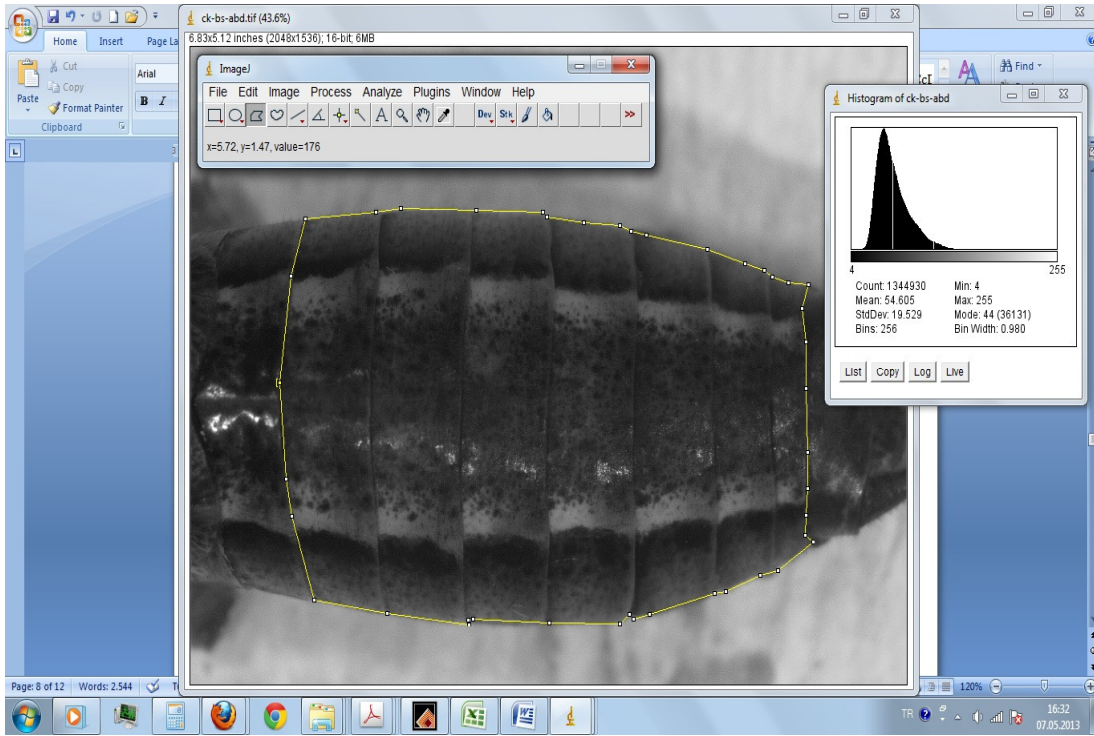


Şekil 1.8. Sıcaklık kapasitesi ölçümleri ve verilerin bilgisayara aktarılması.



Şekil 1.9. Sıcaklık kapasitesi denemeleri sonucundan elde edilen örnek bir ısınma grafiği.

Isophya rizeensis'de daha önce yapılmış çalışmalarda melanizm derecesinin artan yükseklikle birlikte azaldığı rapor edilmiştir [16]. Bu değişimi teyid etmek ve sayısal bir içeriğe dönüştürmek amacıyla, çalışma dönemi boyunca örneklem alanlarından toplanan ve sonrasında renklenmenin bozulmaması için laboratuvardaki derin dondurucuda -20 °C sıcaklıkta korunmaya alınan bireylerin melanizm dereceleri ölçülmüştür. Ölçümü yapılacak olan bireyler dondurucudan çıkarıldıktan sonra 30 °C'ye ayarlanmış olan etüvde çözülene ve yüzeyi tamamen kuruyana kadar beklenmiştir, etüvden çıkarıldıktan sonra bireylerin abdomen bölgelerinin dorsalleri, DC-300 dijital kamera sistemine sahip Leica MZ75 diseksiyon mikroskobu kullanılarak $\times 0,64$ büyütme oranında fotoğraflanmıştır. Fotoğraf çekimlerinde birey beyaz bir zemin üzerinde dorsali mikroskop merceği ile dik açı oluşturacak şekilde yerleştirildikten sonra, etrafı beyaz kartondan bir paravan ile çevriliyerek sadece yukarıdan ışık gelmesi sağlanmıştır. Elde edilen görüntüler ImageJ 1.46r [194] programı ile öncelikle 16 bit grayscale formatına dönüştürülmüştür. Sonrasında, 2. ve 9. abdominal segmentlerin arasındaki alanı içine alacak biçimde bir poligon oluşturulmuş ve poligon içerisindeki piksellerin grayscale koyuluk oranı melanizm derecesi olarak alınmıştır (255 en koyu, 0 en açık) [45, 195] (Şekil 1.10.).



Şekil 1.10. ImageJ programı kullanılarak melanizm derecesinin ölçülmesi.

1.2.6. Moleküler Tabanlı Populasyon Genetiği Çalışmaları

1.2.6.1. DNA eldesi

Yapılacak olan moleküler çalışmalar için araziden örneklendikten sonra %95'lik alkol çözeltisinde korunarak Hacettepe Üniversitesi, EBAL laboratuvarına getirilen *I. rizeensis* bireylerinden DNA izolasyonu gerçekleştirilmiştir. DNA izolasyonu için öncelikle seçilen örneklerin ön bacakları keskin bir neşter ve pens yardımı ile vücuttan ayrıldıktan sonra dokulardaki alkolün uçması için bir süre bekletilmiş, sonrasında ise 600 µl 2xTE tamponu içeren 1,5 ml'lik bir ependorf tüpü içerisinde plastik bir karıştırıcı uç yardımı ile iyice ezilerek parçalanmış ve dış kitin tabakası ayrılarak atılmıştır. Sonrasında, 2xTE tamponu içerisinde asılı haldeki homojenize doku parçalarını içeren tüpler, 13.000 rpm hızında 3 dakika boyunca santrifüj edilerek doku ve hücrelerin çöktürülmesi sağlanmıştır. Üstteki süpernatant kısım atılıp tekrar 600 µl TE tamponu eklenen tüpler vorteks yardımı ile iyice çalkalandıktan sonra yukarıdaki santrifüj ve süpernatantın atılması işlemi tekrarlanmıştır. Bu işlem sonucu elde edilen hücre ve doku çöküntüsünden Invitrogen PureLink™ Genomic DNA izolasyon kiti ile DNA eldesi gerçekleştirilmiştir. Farklı yüksekliklerden seçilen 7 adet örneklem noktasından toplanan 34 adet bireyden DNA izolasyonu gerçekleştirilmiştir. Elde edilen DNA'lar polimeraz zincir tepkimelerinde kullanılmak amacıyla 4 °C de saklanmıştır.

1.2.6.2. Polimeraz zincir tepkimesi (PZT) uygulamaları ve dizilerin belirlenmesi

Mitokondriyel DNA için COI gen bölgesinin daha geniş bir bölgesini analiz etmek amacı ile Zhang ve Hewitt [196] tarafından evrensel olarak tüm böcekler için belirlenmiş COI primerleri arasından UEA3 (TATAGCATTCCCACGAATAAATAA) ve UEA10 (TCCAATGCACTAATCTGCCATATTA) kodlu primerler seçilmiştir. Bu primerler ile gerçekleştirilen polimeraz zincir tepkimesinin protokolü aşağıda verilmiştir.

Toplam hacmi 25 µl olan 1 reaksiyonluk PZT Çözeltisi:

- 10X PZR Tamponu : 2,5 µl
- 25 mmol MgCl₂ : 1,5 µl
- 10 pmol UEA3-PDR : 1 µl
- 10 pmol UEA10-PDR: 1 µl

- 10 mmol dNTP : 1 µl
- Kalıp DNA : 1 µl
- Deiyonize saf su :17 µl

PZT Döngüsü:

- | | | |
|--------------------------|-------------------|------------|
| 1. İlk DNA denatürasyonu | : 94°C, 2 dakika | |
| 2. DNA denatürasyonu | : 94°C, 30 saniye | } 30 Döngü |
| 3. Annealing | : 48°C, 30 saniye | |
| 4. Uzama | : 72°C, 1 dakika | |
| 5. Son Uzama | : 72°C, 3 dakika | |

Yukarıda özetlenen polimeraz zincir reaksiyonu sonucunda istenilen gen bölgesinin sorunsuz çoğaltıldığı örnekler, dizi analizlerinin yapılması için MACROGEN firmasına (908 World Meridian Center #60-24 Gasan-dong, Geumchun-gu Seoul, Korea, 153-023) gönderilmiştir.

1.2.7. İstatistiksel Analizler

Populasyon genetiği analizleri hariç, tüm istatistiksel analizler Statistica v.7 (Statsoft) programı kullanılarak gerçekleştirilmiştir. İstatistiksel grafikler için, Statistica v.7. ile hazırlanan grafikler kullanılmıştır.

1.2.7.1. Melanizm derecesinin karşılaştırılması

16 bit gray scale koyuluk oranı olarak ölçülen melanizm derecesi bağımlı değişken, yükseklik ise belirleyici değişken olarak alınarak melanizm derecesi ile yükseklik arasındaki ilişki doğrusal bir regresyon analizi ile değerlendirilmiştir.

1.2.7.2. Sıcaklık tabakalanması denemeleri

Gerçekleştirilen sıcaklık tabakalanması denemelerinde, öncelikle belli bir sıcaklık tabakalanması oluşturulduğu zaman, incelenen *I. rizeensis* türünün belli bir sıcaklık aralığına doğru yönelim gösterip göstermediğinin anlaşılması için gradient düzeneği açık ve kapalı iken çekirgelerin konumlanma örüntüleri karşılaştırılmıştır. Bu amaçla öncelikle açık ve kapalı tabakalanma düzeneğindeki tüm bireylerin konumlandığı 1 ile 28 arasındaki nokta verileri tüm olarak toplanmış ve sırasıyla kapalı ve açık tabakalanma için konumlanma verilerinin histogramları oluşturulmuştur. Bu dağılımların normal dağılıma uygun olup olmadığı Shapiro-Wilks testi ile karşılaştırılmıştır. Her iki dağılımın da normal dağılımdan belirgin bir

sapma gösterdiği tespit edildiğinden, bu iki dağılım birbirleri ile non-parametrik Mann-Whitney U testi ile karşılaştırılmıştır.

Farklı yüksekliklerdeki populasyonların sıcaklık tercihi farklarının incelenmesi amacıyla faktöriyel varyans analizi (ANOVA) yöntemi seçilmiştir. Her birey için kaydedilen tüm sıcaklık tercihi değerlerinin ortalaması bağımlı değişken olarak, yükseklik grubu ve renklenme ise kategorik belirleyici olarak alınmıştır. Renklenme sınıflandırmasında bireyler yeşil ve siyah olmak üzere iki grup altında değerlendirilmiştir. Tabakalanma deneyi boyunca birey içi ve bireyler arası zamana bağlı sıcaklık tercihindeki değişimin de değerlendirilmesi amacıyla, ek olarak Repeated Measures ANOVA analizi uygulanmıştır. Bu analizde kategorik belirleyici olarak yükseklik grupları alınmış, ilk 8 ölçüm için 2. seviye ve 4. seviyeler için ölçümler arası değerlendirme yapılmıştır.

1.2.7.3. Vücut sıcaklığı ölçümleri

Arazi çalışmalarında kaydedilen vücut sıcaklığı ve çevresel sıcaklık arasındaki bağlantının değerlendirilmesi için, öncelikle vücut sıcaklığı bağımlı değişken ve çevresel sıcaklık belirleyici değişken olarak alınarak bir doğrusal regresyon analizi gerçekleştirilmiştir.

Buna ek olarak renklenme ve vücut büyüklüğünün sıcaklık düzenlemesine olan etkisinin araştırılması amacıyla, vücut sıcaklığı ile çevresel sıcaklığın farkından ($T_b - T_a = T_{ex}$) sıcaklık fazlası değeri hesaplanmıştır. Sıcaklık fazlası (T_{ex}) değeri bağımlı değişken, çevresel sıcaklık (T_a) ve pronotum uzunluğu devamlı belirleyici değişkenler, renk ise kategorik belirleyici değişken olarak alınarak bir genel doğrusal model analizi gerçekleştirilmiştir. Bu analizde bireyler renk bakımından açık (yeşil ve koyu yeşil) ve koyu (melanik) olmak üzere iki gruba ayrılmıştır.

Farklı yüksekliklerdeki populasyonların sıcaklık düzenleme derecelerinin değerlendirilmesi amacıyla öncelikle tüm populasyonlar yüksekliklerine göre alçak (620-1030 m), orta (1260-1610 m) ve yüksek (1880-2300 m) olmak üzere toplamda üç grup altında sınıflandırılmıştır. Karşılaştırma amacıyla öncelikle tüm populasyonlar için vücut sıcaklığının çevresel sıcaklıktan sapma derecesi D_b hesaplanmıştır. Hesaplama sıcaklık tabakalanması denemelerinden elde edilen optimal tercih sıcaklığı (T_{pref}) dağılımının merkezi %50'lik kısmı, optimal sıcaklık aralığı olarak kabul edilmiştir. Bu aralığın içerisinde kalan T_b değerleri için sapma

değeri (D_b) 0 olarak alınmıştır. Bu optimal aralığın dışında kalan T_b değerlerinde ise, D_b değeri optimal aralığın en yakın sınırı ile T_b değerinin farkı (mutlak değer) olarak alınmıştır. Buna ek olarak ölçülen her çevresel sıcaklık değeri (T_a) için yukarıdaki işlem tekrarlanarak, çevresel sıcaklığın canlının optimal sıcaklığından sapma derecesi (D_a) elde edilmiştir. D_b ve D_a değerleri bağımlı değişken ve üç farklı yükseklik grubu da kategorik belirleyici olarak alındıktan sonra, tek yönlü varyans analizi (One Way ANOVA) ile her iki değer için ayrı ayrı karşılaştırma yapılmıştır.

1.2.7.4. Sıcaklık kapasitesi deneyleri

Sıcaklık kapasitesi deneylerinde her birey için 3 farklı ışıma derecesinde (50 w/m^2 , 150 w/m^2 , 300 w/m^2) 10 saniye aralıkla kaydedilen 40 adet sıcaklık ölçümünün zamana bağlı olarak doğrusal regresyon grafiği oluşturulmuştur. Oluşturulan doğrusal regresyon denkleminde ($y = ax+b$) elde edilen "a" değerleri ısınma hızı eğrileri olarak değerlendirilmiştir. Her birey için elde edilen bu üç ısınma eğrisi bağımlı değişken olarak alınmış, üç renk sınıfı kategorik belirleyici, bireyin vücut ağırlığı ise devamlı belirleyici değişken olarak dahil edilerek her ışıma derecesi için kovaryans analizi (ANCOVA) gerçekleştirilmiştir. Sıcaklık kapasitesi denemelerinde önceki analizlerden farklı olarak, kesinliği arttırmak için bireyler üç renk grubuna ayrılmıştır. Ek olarak sayısal melanizm ölçeği ile ısınma hızı arasındaki ilişkinin değerlendirilmesi için tüm ışıma derecelerindeki ısınma hızı eğrileri bağımlı değişken, kütle ve 16 bit grayscale koyuluk oranı olarak ölçülen melanizm derecesi ise belirleyici değişkenler olarak alındıktan sonra çoklu regresyon analizi gerçekleştirilmiştir.

1.2.7.5. Genetik farklılaşmanın ölçülmesi

Elde edilen COI mtDNA dizileri incelendiğinde yaklaşık olarak 14 bireyden elde edilen DNA dizilerinin analiz için uygun olduğu tespit edilmiştir. Analizlerde farklı yüksekliklerdeki 4 adet istasyondan toplanan bireyler kullanılmıştır (Çizelge 1.3).

Populasyon genetiği analizleri için, elde edilen mtDNA COI dizileri BioEdit v.7.2 [197] ve Clustal X v.2.0 [198] programları kullanılarak hizalanmış ve çoğaltılmış olan COI bölgesinin içerisinde 738 çift bazlık bir bölge analizlerde kullanılmak için seçilmiştir. Örneklem içerisindeki haplotipler DnaSP v.5 [199] programı ile belirlenmiştir. Populasyon içi ve populasyonlar arası genetik çeşitliliğin

hesaplanmasında Tajima'nın π [200] ve Watterson'ın θ [201] parametreleri kullanılmıştır. COI bölgesinde gözlemlenmiş olan nükleotid çeşitliliğinin nötralitesi ise hem Tajima'nın D [202] hem de Fu'nun F_s [203] değerleri hesaplanarak sınınanmıştır.

Çizelge 1.3 Moleküler analizlerde kullanılan birey sayıları ve alındıkları noktaların yükseklikleri.

Populasyon	Yükseklik (m)	N
I	880	2
II	1030	4
III	1610	4
IV	1930	4

Bununla birlikte bu nötralite sınıma yöntemleri, özellikle de Fu'nun F_s değeri, populasyon büyümesi gibi zamansal demografik süreçlerin etkilediği parametrelerdir. Büyüme gösteren populasyonlarda Tajima'nın D ve Fu'nun F_s değerleri nötraliteden uzaklaşma gösterebilir [203]. Bu istatistiklerin gücünü arttırmak için, D ve F_s değerleri 1000 adet simüle edilmiş örnek üzerinden hesaplanmıştır. Ayrıca populasyonların geçmişte demografik bir büyüme geçirip geçirmediğinin anlaşılması için bir uyumsuzluk analizi gerçekleştirilmiştir. Populasyon büyümesinden itibaren geçen kuşak süresi " t ", analiz sonucunda ortaya konan Tau ($\tau =$ populasyon büyümesinin zamanını göstermekte) parametresi kullanılarak hesaplanmıştır. $\tau = 2 \mu t$ formülünde; μ , tüm gen bölgesinin mutasyon hızı (yani $\mu \times$ toplam baz çift sayısı, Soy II için 512), t ise populasyon büyümesinden itibaren geçen kuşak süresidir. Ani bir büyüme durumundaki uyumsuzluk dağılımı modellendikten sonra bu dağılım beklenen olarak kabul edilmiş ve COI haplotiplerinden oluşturulan gözlemlenen "Uyumsuzluk Dağılımı" ile karşılaştırılmıştır.

Populasyonlar arası genetik farklılaşma örüntüsü, belirlenmiş olan 4 alan arasındaki populasyonların genetik farklılaşma derecesini belirten F_{st} değerinin

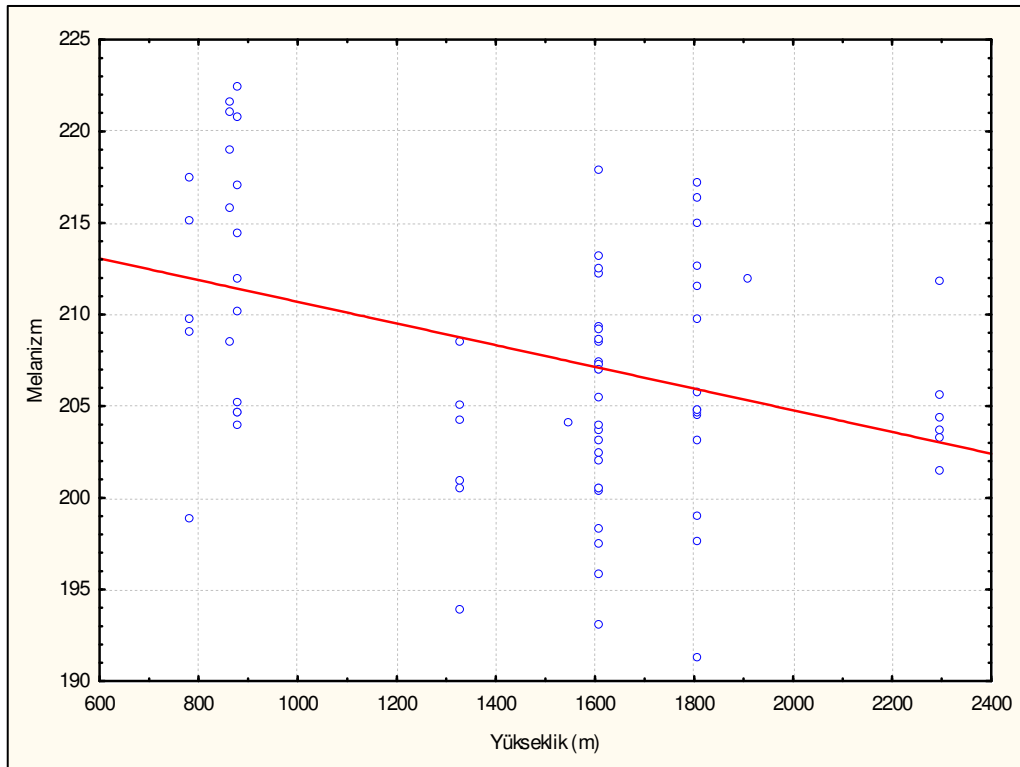
hesaplanması ile belirlenmiştir. Ek olarak lokaliteler arası kuşak başına tahmini göç oranı M parametresi üzerinden hesaplanmıştır. Genetik çeşitlilik, nötralite ve genetik farklılaşma istatistiklerinin hesaplanmasında, Arlequin v.3.5 [204] programı kullanılmıştır. 4 lokasyonun aralarındaki karşılıklı mesafeler Geographic Distance Matrix Generator v.1.2.3 programı ile km cinsinden hesaplandıktan sonra, daha önceden hesaplanmış olan F_{st} değerleri ile birlikte IBD v1.52 programı [205] kullanılarak bir matris oluşturulmuş ve Mantel testi ile regresyon analizi gerçekleştirilerek bu 4 popülasyondaki genetik yapının uzaklığa bağlı izolasyon (UBİ) örüntüsüne uygun bir yapı gösterip göstermediği sınıanmıştır.

2. SONUÇLAR

2.1. Bulgular

2.1.1. Melanizm Derecelerinin Karşılaştırılması

Birey başına grayscale koyuluk oranı olarak ölçülen melanizm derecesi, doğrusal regresyon analizi ile yükseklikle karşılaştırıldığında melanizm ve yükseklik arasında belirgin bir negatif korelasyon olduğu görülmektedir ($r^2 = 0,17$, $SS=2218,03$, $MS = 454,34$, $p < 0,001$) (Şekil 2.1).



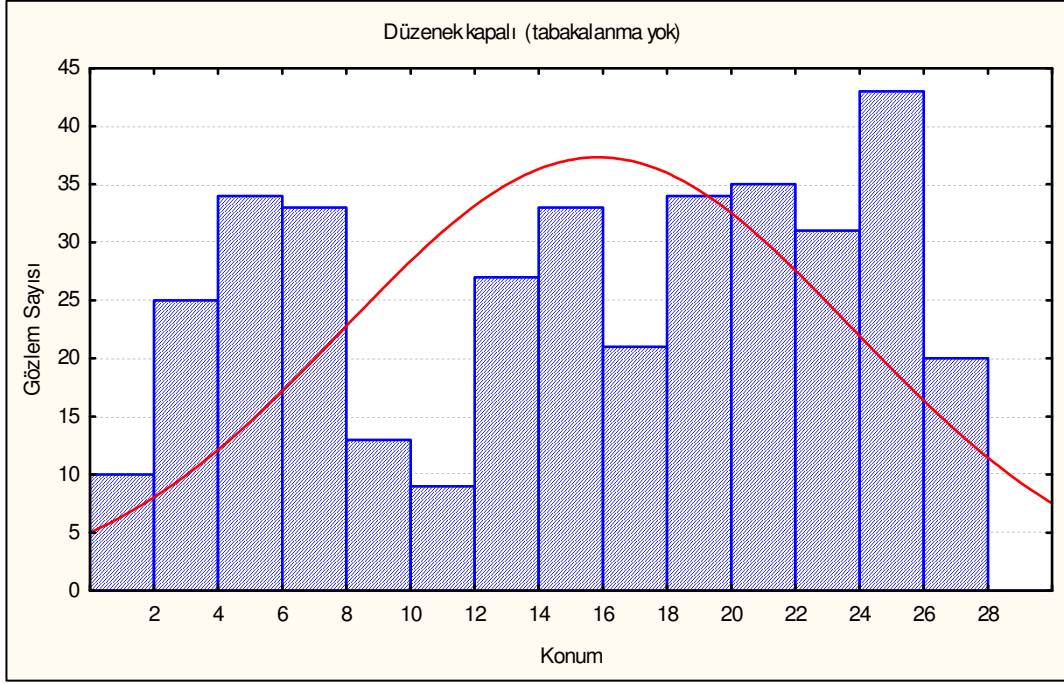
Şekil 2.1. Yüksekliğe bağlı olarak melanizm derecesinin saçılım grafiği.

2.1. *Isophya rizeensis*'de Optimal Sıcaklık Tercih Aralığının Saptanması

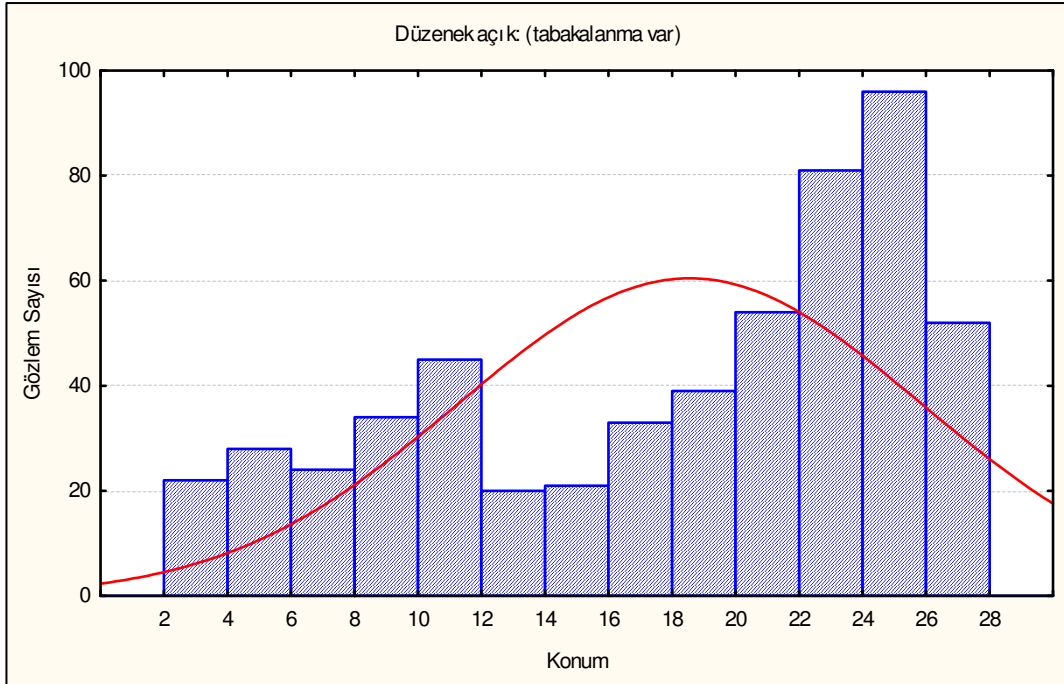
Sıcaklık tabakalanması denemeleri sonucunda, düzeneğin açık ve kapalı olduğu her iki durumdaki, tüm denemeler için biraraya getirilen tüm konum verilerinin dağılımları değerlendirilmiştir. Tabakalanma kapalı olduğu zaman, konumlanma dağılımlarının normal dağılımdan belirgin derecede farklı olduğu tespit edilmiştir (Shapiro Wilks Testi, $W = 0,93$, $p < 0,001$).

Açık gradient üzerindeki tüm konumlanma verilerinin de normal dağılımından belirgin bir farklılık gösterdiği tespit edilmiştir (Shapiro Wilks Testi $W = 0,90$ $p < 0,001$). Her iki dağılımın histogram grafikleri değerlendirildiği zaman kapalı

tabakalanmadaki dağılımın belli bir noktaya doğru bias göstermediği görülmektedir (Şekil 2.2). Açık düzenekteki konum dağılımının ise tabakalanmanın daha sıcak olan kısmına doğru bir eğilim gösterdiği görülmektedir (Şekil 2.3).



Şekil 2.2. Sıcaklık tabakalanması kapalı olduğu zaman, tüm bireyler için kaydedilen konum verilerinin dağılımı.



Şekil 2.3. Sıcaklık tabakalanması açık olduğu zaman, tüm bireyler için kaydedilen konum verilerinin dağılımı.

Her iki dağılım da normal dağılımdan belirgin olarak farklılık gösterdiği için, birbirleri ile Mann-Whitney U testi ile karşılaştırılmış ve aralarında belirgin bir farklılık olduğu belirlenmiştir ($z = -6,96$, $p < 0,001$).

Belirlenmiş olan üç yükseklik grubuna ait bireyleri ortalama sıcaklık tercihlerinin yükseklik ve renklenme ile olan ilişkisi faktöriyel varyans analizi ile değerlendirilmiş, sonuçta renklenme ve yükseklik grupları ile sıcaklık tercihi arasında istatistiksel olarak belirgin bir ilişki saptanamamıştır ($p > 0,05$). Sıcaklık tercihi bakımından en yüksek değer yüksek alan grubunda gözlenmiş, ancak gözlenen bu farkın istatistiksel olarak belirgin olmadığı tespit edilmiştir (Çizelge 2.1). Farklı yükseklik gruplarının sıcaklık tercihi dağılımları Şekil 2.4'de gösterilmiştir.

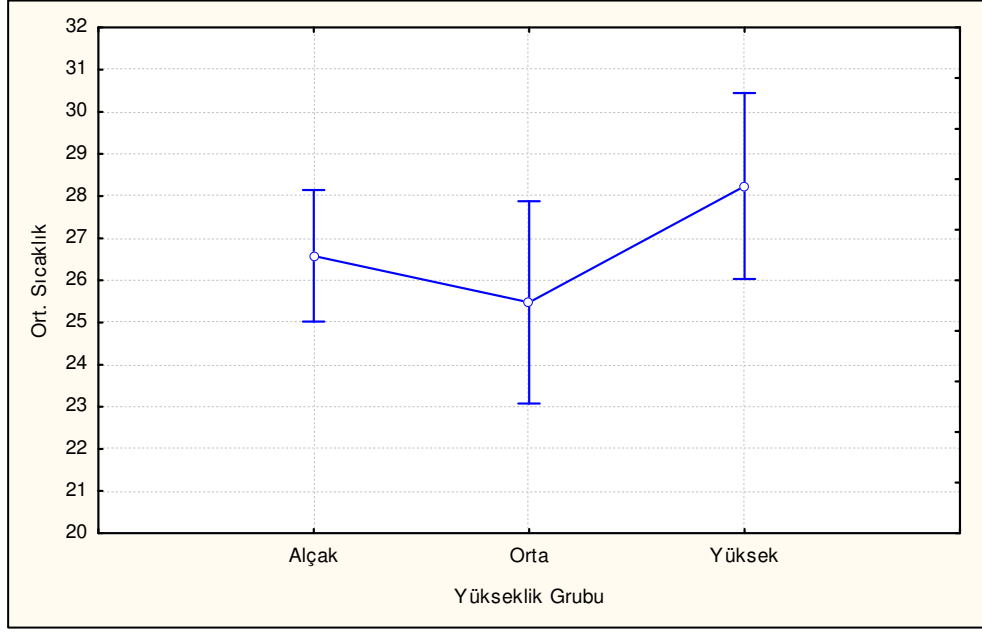
Yükseklığe bağlı olarak sıcaklık tercihinde belirgin bir fark görülmediğinden, farklı yükseklik gruplarının optimal sıcaklık tercihi aralığı olarak, tüm populasyonlar için ölçülen sıcaklık tercihi dağılımının merkezi %50 lik kısmı alınmıştır.

Çizelge 2.1 Bireylerin ortalama sıcaklık tercihinin, renklenme ve yükseklik grupları ile arasındaki ilişkinin faktöriyel varyans analizi sonuçları.

	SS	SD	MS	F	P
Intercept	11226,98	1	11226,98	716,24	< 0,001
Yükseklik	48,97	2	24,49	1,56	0,22
Renk	44,94	1	44,94	2,87	0,10
Error	689,70	44	15,67		

Çizelge 2.2. Farklı yükseklik grupları için ortalama sıcaklık tercihi değerleri (°C) ve standart hataları.

	Alçak	Orta	Yüksek	p
Ort. Sıcaklık Tercihi ± St. Hata	26,31±0,75	25,51±1,68	28,39±0,72	>0,05
N	26	11	13	



Şekil 2.4. Farklı yükseklik gruplarının ortalama sıcaklık tercihi dağılımlarının kutu grafiği, alt ve üst sınırlar %95 güven aralıklarını belirtmektedir.

2.1.3. Vücut Sıcaklığı Ölçümleri ve Sıcaklık Düzenlemesi

Çalışma boyunca toplanan tüm vücut sıcaklığı (T_b) verilerinin çevresel sıcaklık (T_a) değerleri ile doğrusal regresyon analizi sonucunda, vücut sıcaklığı ve çevresel sıcaklık arasında çok kuvvetli bir doğrusal ilişki olduğu tespit edilmiştir ($r^2 = 0,91$, $p < 0,001$) (Şekil 2.5.).

Tüm örnekler ele alındığında, çalışma boyunca kaydedilen ortalama sıcaklık fazlası değerlerine göre *I. rizeensis*'de vücut sıcaklığının çevresel sıcaklıktan ortalama 3,78°C fazla olduğu belirlenmiştir. Tüm istasyonlar boyunca elde edilen sıcaklık fazlası (T_{ex}) değerlerinin, pronotum uzunluğu ve renklenme ile olan ilişkisinin kovaryans analizi (ANCOVA) ile değerlendirilmesi sonucunda, sıcaklık fazlası ile pronotum uzunluğu ve renklenme arasında istatistiksel olarak belirgin bir ilişki saptanamamıştır ($p > 0,05$) (Çizelge 2.3).

Farklı yüksekliklerdeki populasyonların sıcaklık düzenleme dereceleri karşılaştırıldığı zaman, en büyük sapma değerlerinin (D_b ve D_a) en yüksek (1800-2300 m) grupta görüldüğü tespit edilmiştir. Üç farklı gruba ayrılan (alçak, orta, yüksek) örnekler için ölçülen vücut sıcaklığının optimal sıcaklık tercihinden sapması (D_b) ve çevresel sıcaklığın optimal sıcaklık tercihinden sapması (D_a) yükseklik grupları arasında tek yönlü varyans analizi (ANOVA) ile karşılaştırılmış ve sonuç olarak hem D_a hem de D_b değerleri bakımından farklı yükseklik

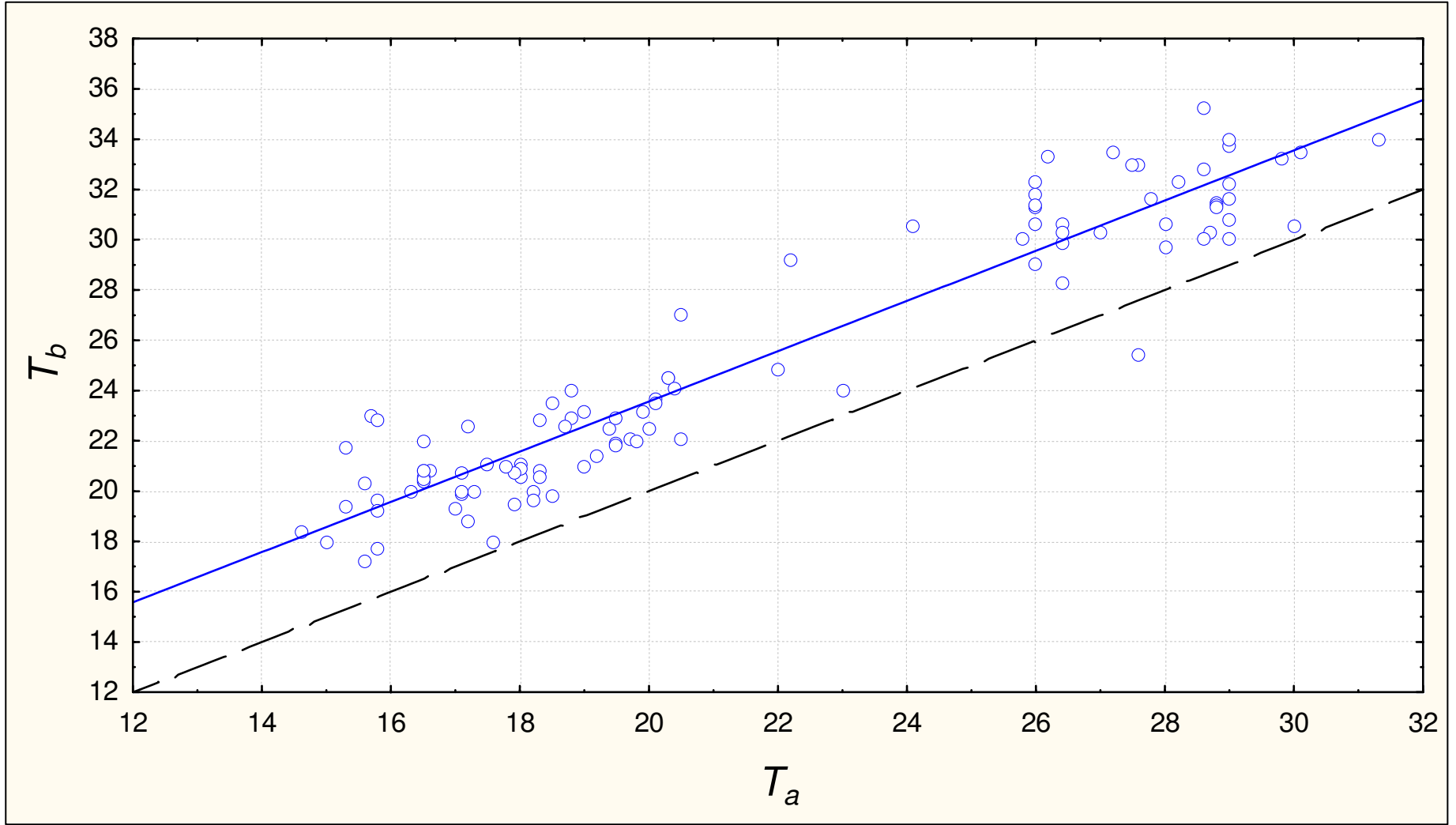
gruplarının birbirinden istatistiksel olarak belirgin bir farklılık gösterdiği saptanmıştır (D_a ; $F_{(2,102)} = 42,9$, $p < 0,01$) (D_b ; $F_{(2,102)} = 13,49$, $p < 0,01$) (Çizelge 2.4). Post-Hoc testleri ile gruplar içinde yapılan karşılaştırma sonucunda, hem D_b hem de D_a değerleri için yüksek grup ile alçak ve orta yükseklik grupları arasında belirgin bir istatistiksel fark olduğu tespit edilmiştir ($p < 0,01$). Ayrıca alçak ve orta yükseklik grupları arasında D_a değerleri bakımından belirgin bir fark gözlenirken ($p < 0,05$), D_b değerlerinin alçak ve orta yükseklik populasyonları arasında belirgin bir farklılık göstermediği görülmektedir (Çizelge 2.5)(Şekil 2.6).

Çizelge 2.3 Sıcaklık fazlası (T_{ex}) ile çevresel sıcaklık (T_a), pronotum uzunluğu (pr-uz) ve renklemenin (renk), kovaryans analizi (ANCOVA) karşılaştırma sonuçları.

	SS	SD	MS	F	p
Intercept	14,42	1	14,42	6,42	0,014
T_a	0,36	1	0,36	0,16	0,69
pr-uz	1,07	1	1,07	0,48	0,49
renk	0,21	1	0,21	0,09	0,76
Error	161,73	72	2,25		

Çizelge 2.4. Farklı yükseklik grupları arasında D_a ve D_b değerlerinin varyans analizi (ANOVA) sonuçları.

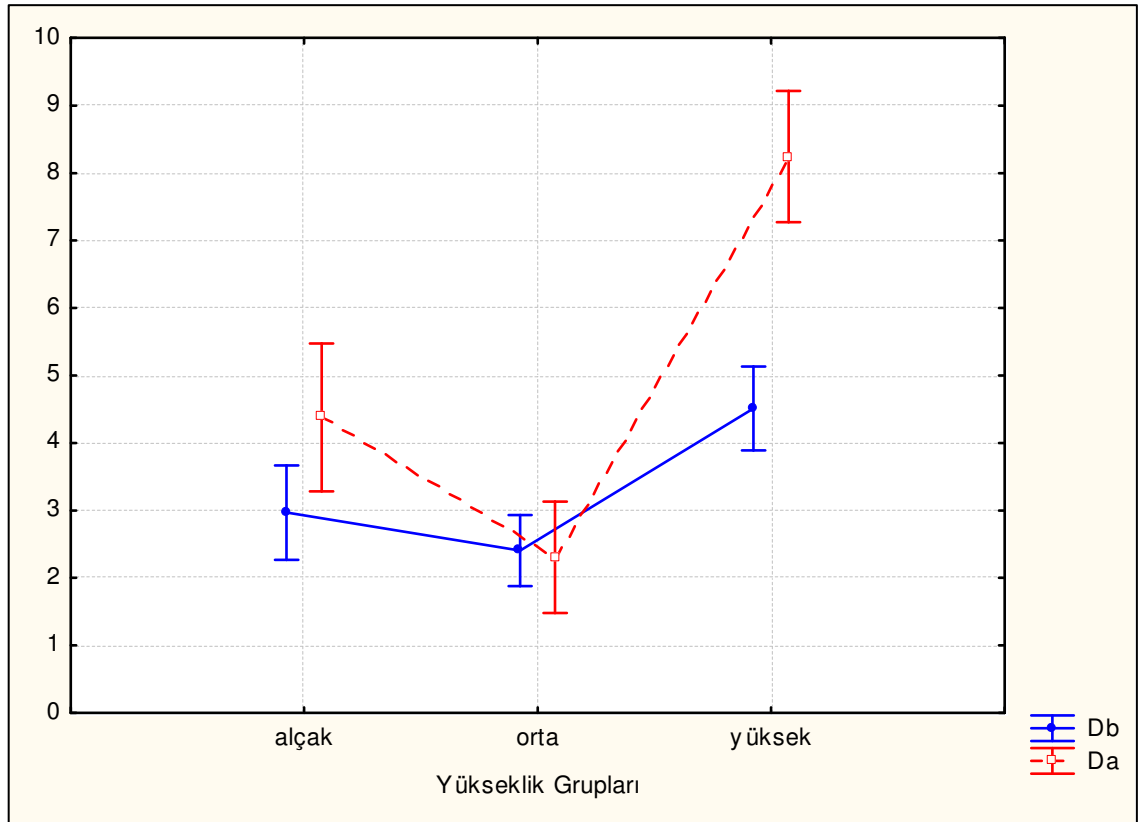
D_a					
	SS	SD	MS	F	p
Intercept	2461,57	1	2461,57	310,50	< 0,001
Yükseklik	680,32	2	340,16	42,91	< 0,001
Error	808,64	102	7,93		
D_b					
	SS	SD	MS	F	p
Intercept	1079,81	1	1079,81	333,65	< 0,001
Yükseklik	87,32	2	43,66	13,49	< 0,001
Error	330,11	102	3,24		



Şekil 2.5. Arazi çalışmalarında kaydedilen vücut sıcaklığı (T_b) ve çevresel sıcaklık (T_a) değerlerinin saçılım grafiği ($^{\circ}\text{C}$). Kesikli çizgi vücut sıcaklığının çevresel sıcaklığa eşit olduğu hipotetik eğriyi göstermektedir.

Çizelge 2.5. Farklı yükseklik grupları için, D_a ve D_b değerlerinin ortalama ve standart hata değerleri. Aynı sıra boyunca farklı üst karaktere sahip gruplar arasında belirgin istatistiksel fark vardır (Post Hoc ANOVA, $p < 0,01$).

	Alçak	Orta	Yüksek	p
Ort. $D_b \pm$ st. hata	$2,97 \pm 0,40^a$	$2,40 \pm 0,26^a$	$4,51 \pm 0,29^b$	$< 0,01$
Ort. $D_a \pm$ st. hata	$4,38 \pm 0,60^a$	$2,31 \pm 0,49^b$	$8,24 \pm 0,27^c$	$< 0,01$
N	26	46	33	



Şekil 2.6. Farklı yükseklik grupları için D_b ve D_a değerlerinin kutu grafikleri. Alt ve üst sınırlar %95 güven aralıklarını belirtmektedir.

2.1.4. Sıcaklık Kapasitesi Denemeleri

Üç farklı ışınım derecesinde, *I. rizeensis* için sıcaklık kapasitesi deneyleri gerçekleştirilmiştir. Bireyler renklenme bakımından siyah, koyu yeşil ve yeşil olmak üzere üç farklı grup altında değerlendirilmiştir. Denemeler 50 w/m², 150 w/m² ve 300 w/m² olmak üzere üç farklı ışınım derecesinde gerçekleştirilmiştir. Değerlendirmeler, her ışınım derecesi için 35 bireyden, 10 saniye aralıklarla alınan 40 adet ölçümden elde edilen ısınma eğrileri üzerinden yapılmıştır. Işınım derecesi arttırıldıkça ısınma eğrileri de dikkat çekici biçimde daha dikleşmiştir (Çizelge 2.6). Gerçekleştirilen genel doğrusal model analizi sonucunda renklenme ve ısınma hızı arasında belirgin bir bağlantı bulunamamıştır ($p > 0,05$). Ancak vücut kütlesi ve ısınma hızı arasında belirgin bir korelasyon saptanmıştır ($p < 0,05$) (Çizelge 2.7). Isınma hızı ve vücut kütlesi arasındaki ilişki ışınım dereceleri için ayrı ayrı incelendiğinde; 50 w/m² için bu ilişkinin istatistiksel olarak belirgin olmadığı görülürken ($r^2 = -0,0018$, $p = 0,92$), 150 w/m² ve 300 w/m² dereceleri için ise ısınma hızı ve vücut kütlesi arasında belirgin bir ilişki gözlenmiştir (150 w/m²; $r^2 = 0,3$, $p < 0,05$) (300 w/m²; $r^2 = 0,24$, $p < 0,05$) (Çizelge 2.8).

Çizelge 2.6. Farklı ışınım derecelerinde ısınma hızlarının ortalama eğim dereceleri.

	50 w/m ²	150 w/m ²	300 w/m ²
Ortalama Isınma Eğimi ± St. Hata	0,144 ± 0,003	0,361 ± 0,006	0,577 ± 0,01
N	34	34	34

Çizelge 2.7 Isınma hızı ile vücut kütlesi ve renklemenin Genel Doğrusal Model ile karşılaştırma sonuçları. (*) istatistiksel olarak belirgin farklılığı göstermektedir.

	Value	F	Effect	Error	P
Intercept	0,06	143,05	3	28	< 0,001*
Vücut Kütlesi	0,61	5,88	3	28	0,003*
Renklenme	0,92	0,38	6	56	0,89

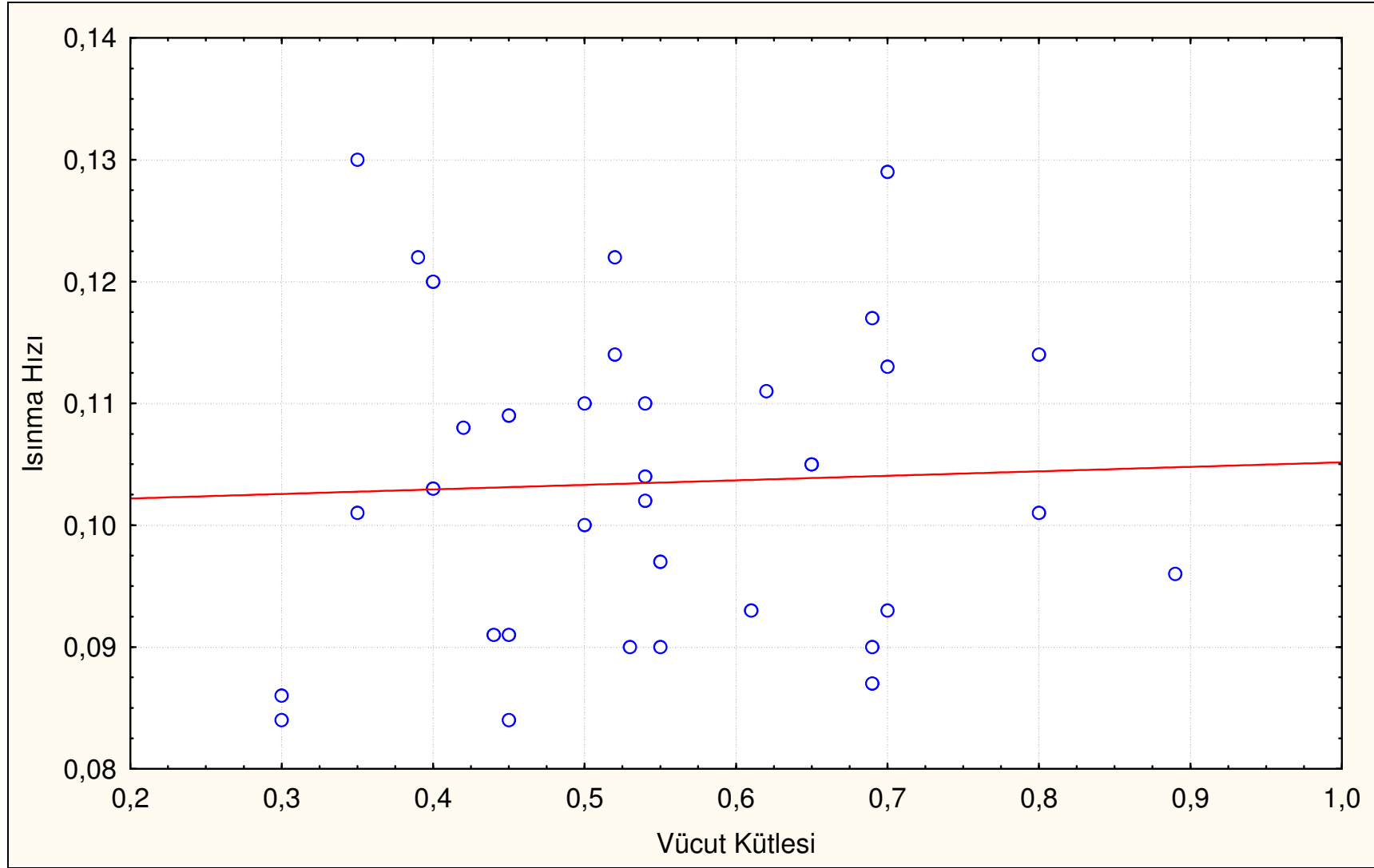
Çizelge 2.8 Farklı ısıma oranlarında, ısınma eğrilerine ait regresyon katsayılarının karşılaştırılması. (*) istatistiksel olarak belirgin farklılığı göstermektedir.

Isıma derecesi (w/m ²)	r ²	SS	SD	F	p
50	0,0018	0,00009	3	0,16	0,92
150	0,32	0,016	3	6,28	0,002*
300	0,24	0,035	3	4,41	0,01*

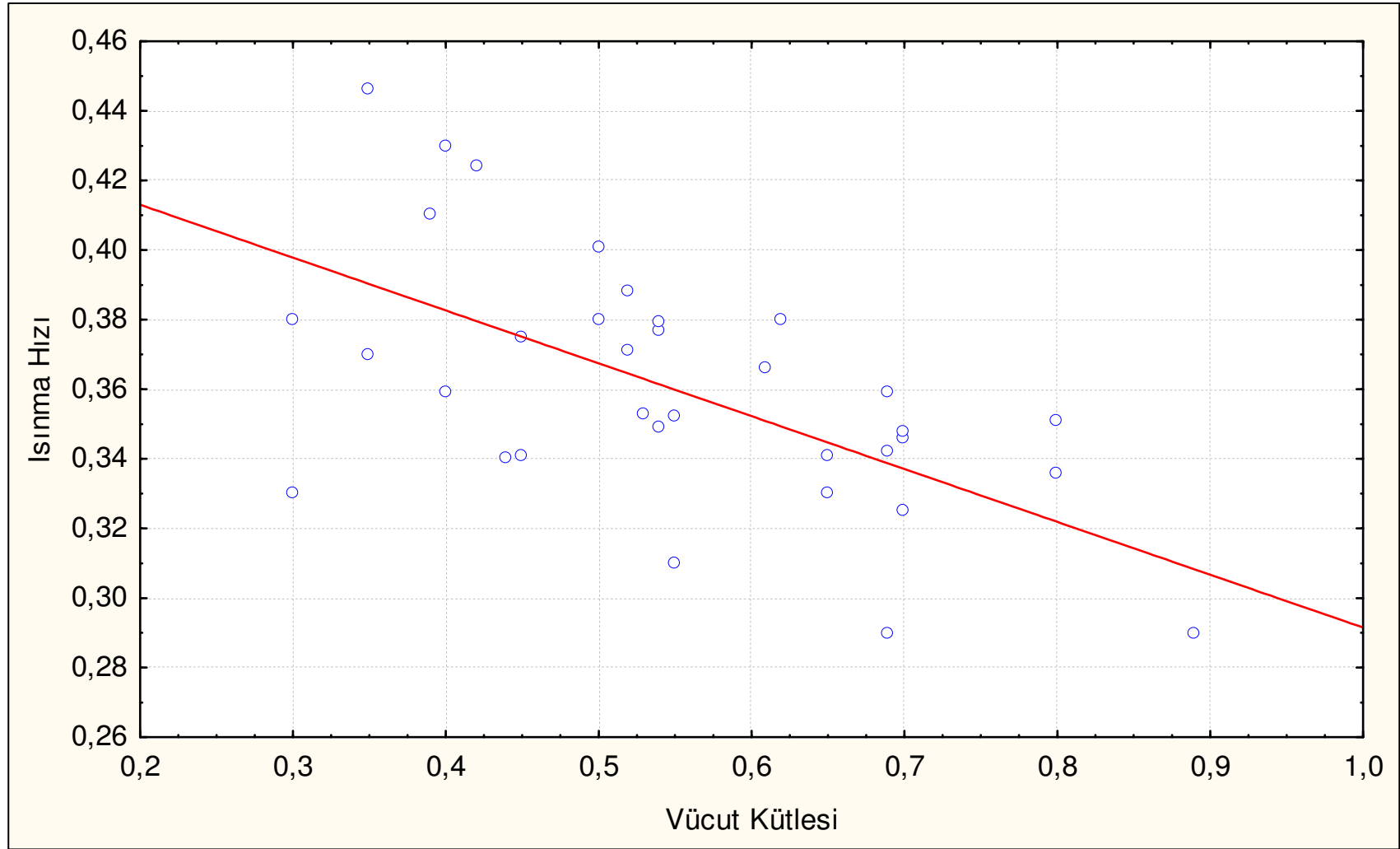
Çizelge 2.9 Isınma hızı eğrileri ile vücut kütlesi ve melanizm derecesi arasındaki ilişkinin çoklu regresyon ile değerlendirilmesi. (*) istatistiksel olarak belirgin farklılığı göstermektedir.

	F	Effekt SD	Error - SD	p
Intercept	2,104696	3	29	0,12
Vücut kütlesi	7,509318	3	29	<0,001*
Melanizm	0,161215	3	29	0,92

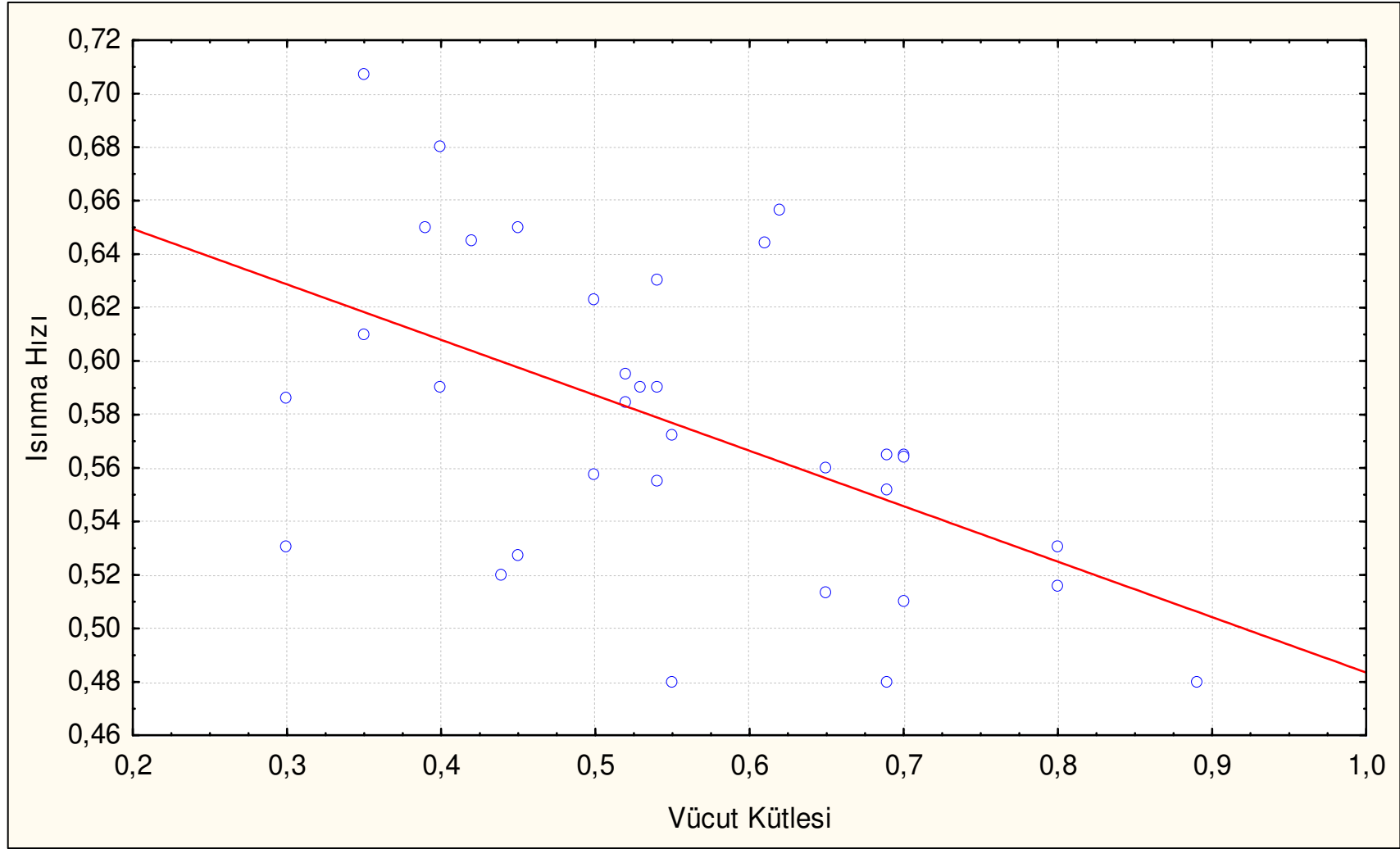
Sayısal olarak ölçülen melanizm derecesi, vücut kütlesi ve ısınma hızı ile çoklu regresyon analizi kullanılarak karşılaştırılmıştır. Bu analiz sonuçlarına göre melanizm derecesi ile ısınma hızı arasında belirgin bir korelasyon gözlenmezken (p = 0,92), vücut kütlesi ile ısınma hızı arasında belirgin ilişki olduğu görülmektedir (p < 0,001) (Çizelge 2.9).



Şekil 2.7. Vücut kütlesi ve ısınma hızının, 50 w/m² ışıma derecesinde saçılım grafiği.



Şekil 2.8. Vücut kütlesi ve ısınma hızının, 150 w/m^2 ışıma derecesinde saçılım grafiği.



Şekil 2.9. Vücut kütlesi ve ısınma hızının 300 w/m^2 ışıma derecesinde saçılım grafiği.

2.1.5 Populasyon Genetiği Çalışmaları

Örneklerden elde edilen DNA dizileri 738 baz çifti uzunluğunda olup, A-T bakımından zengin bölgelerdir (%A-T = 62,9 , %G-C = 37,1). Sekanslar arasındaki toplam polimorfik bölge sayısı 24 iken, bunlardan 5 tanesinin parsimonik olarak bilgilendirici olduğu tespit edilmiştir. Diziler indel bölgesi içermemektedir. Diziler içerisinde toplam olarak 24 adet nükleotid substitüsyonu gözlenmektedir. Bunların 20 tanesi transisyon iken, 4 tanesi ise transversiyondur. Toplam nükleotid çeşitliliği $\theta_s = 7,55 \pm 3,12$, $\theta_\pi = 4,47 \pm 2,63$ olarak hesaplanmıştır. İkili farklılıkların ortalama sayısının ise $P_i = 4,47 \pm 2,34$ olduğu tespit edilmiştir.

Değerlendirilen diziler içerisindeki haplotip çeşitliliğinin oldukça yüksek olduğu görülmektedir ($0,92 \pm 0,06$). Toplamda 10 adet özgül haplotip tespit edilmiştir. Bu haplotiplerin dizileri Çizelge 2.10'da, alanlara göre dağılımı ise Çizelge 2.11'de gösterilmektedir. COI bölgesinde gözlemlenen genetik varyasyonun nötralite derecesi değerlendirildiği zaman, Tajima'nın D parametresine göre nötraliteden belirgin olarak uzaklaşma görülmektedir ($D = -1,72$ $p = 0,027$). Ancak F_u 'nun F_s değeri nötraliteden uzaklaşma olmadığına işaret etmektedir ($F_s = -2,93$, $p = 0,061$) (Çizelge 2.12).

Bu nötralite dereceleri büyüme ve daralma gibi populasyonların geçirdiği tarihsel demografik süreçlerden etkilenebileceği için, tüm populasyonlar bir bütün olarak kabul edilerek bir "Uyumsuzluk dağılımı" sınaması gerçekleştirilmiştir. Bu sınamanın sonuçlarına baktığımızda hem SSD hem de r_g (raggedness indeksi) parametreleri bakımından gözlemlenen değerlerin, ani büyüme için oluşturulan modelden istatistiksel olarak farklılık göstermediği görülmektedir (Çizelge 2.13). Ayrıca ani büyüme modeli için oluşturulan gözlenen ve beklenen değerlerin grafiğine bakıldığı zaman da, gözlenen ve beklenen dağılımların birbirlerine uyum gösterdiği görülmektedir (Şekil 2.10). Bu durum *I. rizeensis*'in Fırtına Vadisi içerisindeki populasyonlarının ani bir büyüme süreci geçirdiğini doğrulamaktadır.

Genetik çeşitlilik parametreleri 4 populasyon için hazırlanmış olup, bu parametreler Çizelge 2.14'de verilmiştir. Nükleotid çeşitliliğinin I. populasyon grubunda oldukça yüksek olduğu görülmekle birlikte ($\theta_\pi = 14,00$, $\theta_s = 14,00$), bu durumun oluşmasında ilgili populasyona ait örneklem büyüklüğünün küçük olmasının da etkisi vardır. Diğer populasyonlarda ise nükleotid çeşitliliğinin yüksek olmadığı görülmektedir (θ_π 1,09 – 2,18 , θ_s 1,00 – 2,5). Bununla birlikte haplotip çeşitliliği

oldukça yüksektir (0,83 – 1,00). Tajima'nın D ve Fu'nun F_s parametreleri populasyonlar için ayrı ayrı hesaplandığı zaman ise populasyonların hiçbirinin genetik çeşitlilik bakımından nötralityden belirgin bir şekilde uzaklaşmadığı tespit edilmiştir ($p > 0,05$).

Populasyonlar arası karşılıklı F_{st} değerleri ve tahmini kuşak başına göç eden birey sayısı (M) Çizelge 2.15'de gösterilmektedir. Farklılaşma değerlerinin anlamlılığı bakımından I. ve II. populasyonlar birbirlerinden anlamlı fark göstermez iken ($p > 0,05$), II. populasyonun ise III. ve IV. populasyonlardan belirgin bir farklılık gösterdiği tespit edilmiştir ($p < 0,05$). Benzer olarak III. ve IV. populasyonların da birbirlerinden belirgin olarak farklılaşmadıkları görülmektedir ($p > 0,05$). Çarpıcı olan bir başka durum, I. populasyonun yüksek alanlardaki III. ve IV. populasyon ile aralarında belirgin bir farklılaşmanın gözlemlenmemesidir (Çizelge 2.15, Çizelge 2.16). Ancak bu populasyonlara daha yakın olan II. populasyonun bu populasyonlardan belirgin bir farklılık gösterdiği görülmekte, ayrıca I. populasyon ile diğer populasyonlar arasındaki farklılaşmanın kılıpayı belirsiz olduğu görülmektedir ($p \approx 0,06$). Bu durumun oluşma nedeni I. populasyonun örneklem sayısının düşük olması ($n = 2$) ve bu iki örneğin farklı haplotiplere sahip olması olabilir.

Bu dört populasyon için uzaklığa bağlı izolasyon örüntüsüne (UBI) uygun bir yapının varlığını sınamak için, karşılıklı F_{st} değerleri coğrafik uzaklık verileri ile Mantel testi kullanılarak analiz edilmiştir. Mantel testinden elde edilen sonuçlara göre, alanlar arasındaki genetik farklılaşma değerlerinin coğrafik uzaklık değerleri ile belirgin bir doğrusal korelasyon göstermediği görülmektedir (1000 randomizasyon üzerinden; $z = 21,37$, $r = 0,39$, $p = 0,21$). Bu durum uzaklığa bağlı izolasyon örüntüsü ile uyumlu bir yapının olmadığını göstermektedir. Ancak analizlerde kullanılan I. populasyonun örneklem büyüklüğünün düşük olması özallikle Mantel testi sonucunda belirgin bir uzaklığa bağlı izolasyon örüntüsünün gözlenememesine neden olabileceği için, I. populasyon analizden çıkarılarak ikinci bir Mantel testi analizi yapılmıştır. Birinci populasyonun dahil edilmediği bu analiz sonucunda ise uzaklığa bağlı izolasyondan beklenene uygun bir şekilde coğrafik uzaklık ve genetik uzaklık arasında belirgin bir korelasyon tespit edilmiştir (1000 randomizasyon üzerinden; $z = 1,153$, $r = 0,86$, $p < 0,001$).

Çizelge 2.10. Seçilen 4 alandaki *Isophya rizeensis* bireylerinde tespit edilen özgül haplotiplerin dizileri.

	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100		
Hap1	GAAC TCC TGG AAT ATC ATT AG ATC AA AC TCC TTT ATT TTG TTT G ATC CG TAG CA ATC AC AG C AT T AT T AT T ACT T T C T T T C C C T ACC AG T T T T AG C AG G T G C											
Hap2									A			
Hap3									A			
Hap4									A			
Hap5				A							A	
Hap6									A			
Hap7	G									A		
Hap8	G									A		
Hap9									AT			
Hap10									A			
	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200		
Hap1	T AT T ACT ATA CT AT T AA CT G ACC GT AA CT T AA ATA CT T C C T T C T T T G AT C C T G C C G G T G G A G G G G A C C C C A T T C T C T AT CA A C A C T T AT T T T T G AT T T T T T											
Hap2	G									C		
Hap3					C					C		
Hap4					C					C		
Hap5					C					C		
Hap6					C					C		
Hap7					C			C	C			
Hap8					C			C	C			
Hap9					C					C		
Hap10					C	G					C	
	210	220	230	240	250	260	270	280	290	300		
Hap1	G G T C A C C C A G A A G T C T A C A T T T T A A T C C T C C C A G G G T T C G G A A T A A T C T C T C A T A T T A T T A G T C A A G A A A G A G G G A A G A A G G A A G C C T T T G G A A C A C T A G											
Hap2	A								A	T		
Hap3	A								A	T		
Hap4	A								A	T		
Hap5	A								A	T		
Hap6	A								A	T		
Hap7	A								A	T		
Hap8	A								A	T		
Hap9	A								A	T		
Hap10	A								A	T		

Çizelge 2.10. Devam

	310	320	330	340	350	360	370	380	390	400	
Hap1	GAATAA	TTTATG	CAATACT	AGCAAT	TGGCCTAC	TAGGAT	TTGTTGT	ATGAGCTC	ACCATATA	TTTACTG	TTGGTAT
Hap2
Hap3
Hap4
Hap5
Hap6
Hap7
Hap8
Hap9
Hap10
	410	420	430	440	450	460	470	480	490	500	
Hap1	CACCTCC	GCCACT	TATAAT	TATTGCT	GTACCC	CACAGG	TATCAAA	ATTTTC	AGCTGAC	TTGCTACT	CTTCAC
Hap2
Hap3
Hap4
Hap5
Hap6
Hap7
Hap8
Hap9
Hap10
	510	520	530	540	550	560	570	580	590	600	
Hap1	CTCTGG	ACTCTA	GATTTG	TATTC	TATTC	ACAAT	TGGAGG	ATTAAC	TGGTGT	TGTTTT	TAGCTA
Hap2
Hap3
Hap4
Hap5
Hap6
Hap7
Hap8
Hap9
Hap10

Çizelge 2.11. *Isophya rizeensis* türünde 4 popülasyondan toplanan bireylerden elde edilen özgün COI haplotiplerinin alanlara sayısal dağılımı

	Populasyon			
	I	II	III	IV
Haplotip1	1	0	0	0
Haplotip2	1	0	0	0
Haplotip3	0	1	0	0
Haplotip4	0	2	0	0
Haplotip5	0	1	0	0
Haplotip6	0	0	2	2
Haplotip7	0	0	1	0
Haplotip8	0	0	1	0
Haplotip9	0	0	0	1
Haplotip 10	0	0	0	1

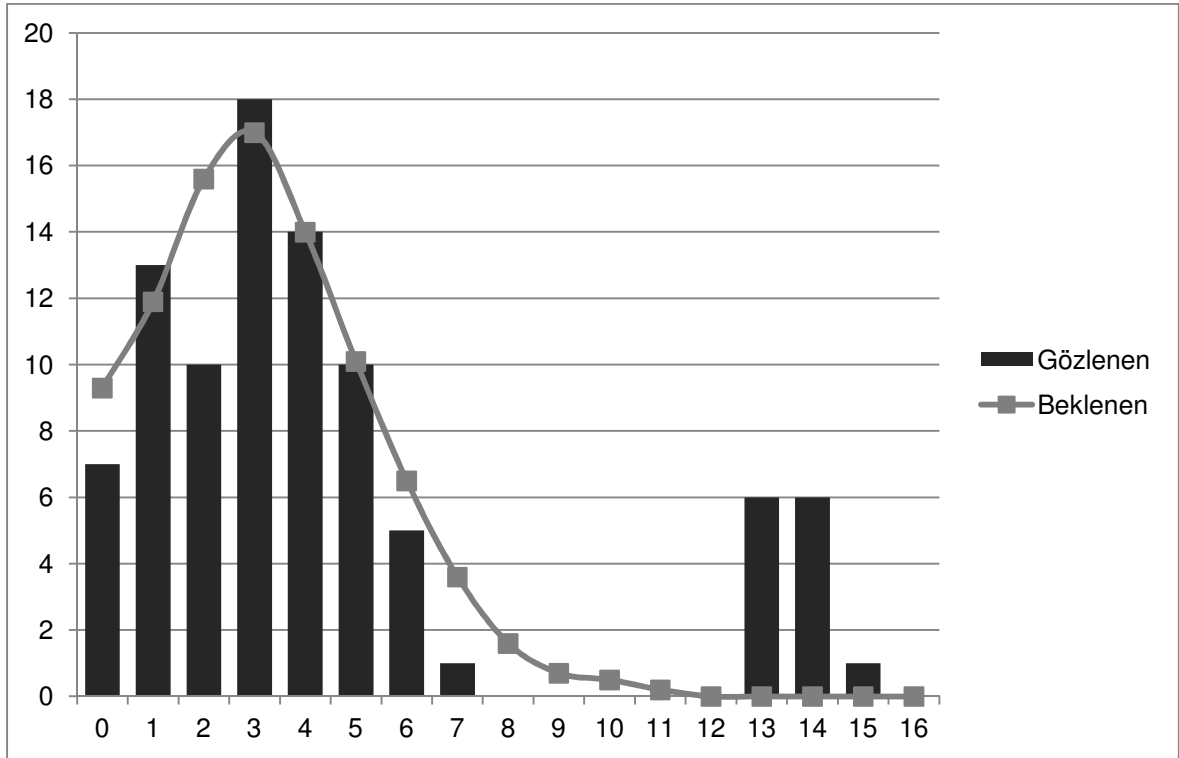
Çizelge 2.12. Tajima'nın D ve Fu'nun Fs testleri ile değerlendirilen DNA bölgesinin genetik varyasyonunun nötralite derecesinin sınanması.

Tajima'nın D Testi	
Örneklem Boyutu	14,00
S	24,00
Pi	4,47
Tajima'nın D değeri	-1,72
p değeri	0,027
Fu'nun Fs Testi	
Allel Sayısı	10
$\theta\pi$	4,47
Beklenen allel sayısı	6,74
Fs	-2,92
p değeri	0,061

Çizelge 2.13. Ani büyüme modeli altında uyuşmazlık dağılımı analizi sonuçları.

İstatistik	
τ 95% (GA)	3,795 (0,55 – 6,60)
θ_0	0,014
θ_1	11,49
SSD	0,014 ($p = 0,54$)
rg	0,03 ($p = 0,9$)

GA=%95 Güven aralıkları. $T=2ut$ (u , tüm gen bölgesinin mutasyon hızı; t , popülasyon büyümesinden itibaren geçen kuşak sayısı). $\theta_0=2uN_0$; $\theta_1=2uN_1$ (N_0 ve N_1 , sırasıyla büyüme öncesi ve sonrası popülasyon büyüklüklerini temsil etmektedir). SSD= varyasyon karelerinin toplamı [206]. rg = raggedness istatistiği [207].



Şekil 2.10. *Isophya rizeensis* popülasyonlarına ait COI haplotip gruplarının arasındaki uyuşmazlık dağılımı (mismatch distributions). Gri çizgiler ani popülasyon büyümesi modeli altında beklenen dağılımları ifade etmektedir.

Çizelge 2.14. *Isophya rizeensis* populasyonlarındaki genetik çeşitlilik parametreleri ve populasyonlar için ayrı ayrı nötralite sınamaları (Tajima'nın D ve Fu'nun Fs değerleri)

Pop.	N	DB	HS	HÇ (SS)	θ_s (SS)	θ_{π} (SS)	D	Fs
I	2	14	2	1,00 ± 0,50	14,00 ± 10,24	14,00 ± 14,91	0,00	2,63
II	4	2	3	0,83 ± 0,22	1,09 ± 0,87	1,00 ± 0,99	-0,71	-0,89
III	4	4	3	0,83 ± 0,22	2,18 ± 1,48	2,50 ± 2,01	1,36	0,46
IV	4	2	3	0,83 ± 0,22	1,09 ± 0,87	1,00 ± 0,99	-0,71	-0,88

N örneklem büyüklüğünü (sekans sayısı), DB değişken bölge sayısını, HÇ haplotip çeşitliliğini, θ_s ve θ_{π} nükleotid çeşitliliğini göstermektedir.

Çizelge 2.15. Alanlar arası *Fst* (farklılaşma) (alt üçgen) ve km cinsinden karşılıklı coğrafi uzaklık değerleri (*) belirgin farklılaşmayı göstermektedir ($p < 0,05$).

Populasyon	I	II	III	IV
I		3,45	8,30	13,16
II	0,49		5,29	9,84
III	0,38	0,46*		5,10
IV	0,49	0,66*	0,22	

Çizelge 2.16. Alanlar arası *Fst* değerlerinin p değerleri (alt üçgen) ve M değerleri (kuşak başına tahmini göç eden birey sayısı) (üst üçgen)

Populasyon	I	II	III	IV
I		0,53	0,81	0,53
II	0,063		0,58	0,25
III	0,068	0,03		1,75
IV	0,060	0,022	0,44	

2.2. Tartışma

2.2.1. Hipotez 1: Sıcaklık Tercihi ve Karşı Gradyent Varyasyonu

Ektotermik türlerde davranışsal sıcaklık düzenlemesinin en önemli bileşenlerinden birisi optimal sıcaklık tercihidir. Bu aralık genellikle türün uyumsal açıdan (üreme, hayatta kalma, eş seçimi vs.) en yüksek performansını gösterdiği vücut sıcaklığı aralığı olarak kabul edilir [11, 57]. Yükseklik ve enlem açısından farklılık gösteren alanlarda yayılan türlerin sıcaklık tercihi ve sıcaklık düzenlemesi ile ilgili adaptasyon çalışmalarında genellikle türler arasında bu karşılaştırmalar yapılmıştır [95, 113, 115, 208]. Ancak, bir tür içerisinde davranışsal sıcaklık düzenlemesinin özgün lokal seçilime cevap olarak değişimini sınavan çalışmalar az sayıdadır [53, 185].

Isophya rizeensis'in dağılım alanı içerisinde yüksekliğe bağlı olarak çevresel koşullar belirgin bir varyasyon göstermektedir. Yüksekliğe bağlı olarak davranışsal sıcaklık düzenlemesi üzerindeki seçim baskısının farklılık göstermesi, sıcaklık tercih aralıklarında belirgin bir farklılığa yol açabilir. Bu durumun sınanması için sıcaklık tabakalanması denemeleri gerçekleştirilmiştir. Öncelikle, deneyde oluşturulan sıcaklık tabakalanmasında *I. rizeensis* bireylerinin gerçekten rasgele bir konumlanma örüntüsü yerine belirli bir sıcaklık aralığına doğru yönelim gösterip göstermediklerinin anlaşılması için, düzenek kapalı iken kaydedilen konum verileri ile düzenek açıldıktan sonra kaydedilen konumlanma verileri karşılaştırılmıştır. Dağılımlar incelendiğinde tabakalanma olmadığı zaman kaydedilen konumlanma verilerinin belli bir aralığa eğilim (bias) göstermediği görülürken, düzenek açıldığında yani sıcaklık tabakalanması oluştuğunda gözlemlenen dağılımın ise sıcaklığın daha yüksek olduğu konumlara doğru bir eğilim gösterdiği belirlenmiştir. İki dağılım tipi Mann Whitney U testi ile karşılaştırıldığında aradaki farkın anlamlı olması ($p < 0,01$), bu da *I. rizeensis* bireylerinin sıcaklık kademeleri içinde belli bir sıcaklık aralığını tercih ettiğini göstermektedir.

Eğer farklı renk morfları güneş ışınımı koşullarında vücut sıcaklığının artış hızı bakımından farklılık gösteriyorsa, sonuçta vücut sıcaklıkları belli bir sıcaklık düzeyinin üzerine çıkamayan açık renkli bireylerin daha düşük vücut sıcaklığı aralıklarına fizyolojik olarak uyum sağlamasına ve sonuç olarak da açık renkli

bireylerin daha düşük vücut sıcaklığı tercihine sahip olmasına neden olabilir [209, 210]. Analiz sonuçları incelendiğinde, açık ve koyu renkli bireylerin sıcaklık tercihi bakımından bu tip bir farklılık göstermediği görülmektedir. Ortamın güneş ışınımı girdisini ortadan kaldırıldığında, farklı renklenmeye sahip bireylerin kullanılan düzenekte birbirlerine yakın sıcaklık aralıklarını tercih ettiği belirlenmiştir. Sonuç olarak, vücut renklenmesi ile tercih edilen optimal sıcaklık aralığı arasında bir bağlantı olmadığını söyleyebiliriz. Böceklerde renklenme ve sıcaklık tercihi arasındaki ilişkiyi inceleyen çalışmaların nispeten az sayıda olduğu görülmektedir. Örneğin renklenmenin sıcaklık tercihine olan etkisi Forsman [210] tarafından, hem dişilerin hem de erkeklerin belirgin bir renk polimorfizmi gösterdiği *Tetrix subulata* türünde bu çalışmadakine benzer bir sıcaklık tabakalanması deneyi ile sınanmıştır. Forsman bu çalışmasında erkek bireylerdeki renklenme ile sıcaklık tercihi arasında bir ilişkinin tespit edilememesine karşın, dişi bireylerde daha koyu renkli bireylerin daha yüksek bir sıcaklık aralığını tercih ettiğini göstermiştir. *Isophya rizeensis*'de gerçekleştirdiğimiz bu çalışmada ise dişi örneklem büyüklüğü yeterli düzeyde olmadığı için analizler sadece erkek bireyler için yapılmıştır. Bunun yanı sıra erkeklerdeki renk polimorfizminin dişilere göre çok daha fazla belirgin olması nedeniyle erkeklerin sıcaklık tercihi analizlerine öncelik verilmiştir.

Diğer ektoterm gruplarında renklenme ve sıcaklık tercihi arasındaki bağlantıyı inceleyen çalışmalar böceklere göre daha fazla olmasına rağmen, tür içi çalışmaların sayısı yine de nispeten azdır. Örneğin Tanaka renk bakımından polimorfizm gösteren (melanik ve çizgili) bir yılan türü olan *Elaphes quadrivirgata* ile önce yaptığı çalışmada açık renkli morfların ışınım altında vücut sıcaklıklarının daha yavaş artış gösterdiğini tespit etmiş [189], buna karşın sonrasında gerçekleştirdiği diğer çalışmada da bu morfların sıcaklık tercihi bakımından farklılık göstermediğini belirtmiştir [209].

Çalışmamızda yükseklik ve sıcaklık tercihi için üç yükseklik grubu (alçak, orta ve yüksek) birbirleri ile karşılaştırıldığı zaman, ortalama sıcaklık tercihi bakımından yükseklik grupları arasında belirgin bir farklılık gözlenmemiştir. Bu durum yüksek alan popülasyonlarında telafi edici bir karşı-gradyent varyasyonu örüntüsü olmadığına işaret etmektedir. Ancak istatistiksel olarak belirgin bir farklılık gözlenmemesine rağmen, yüksek grubun ortalama sıcaklık tercihinin alçak ve orta yükseklik gruplarına göre daha fazla olduğu görülmektedir.

Sonuç olarak; yüksek alanlardaki populasyonların, telafi edici bir karşı gradiyent mekanizması olarak, sıcaklık tercihi aralıklarının daha yüksek olmasını öngören ilk hipotezimize destek teşkil edecek bir istatistiksel fark bulunamamıştır.

Repeated Measures ANOVA sonuçları da tek yönlü ANOVA sonuçları ile tutarlı olarak 1. ve 2. dereceden analizlerde gruplar arasında bir fark tespit edememiştir, bireyler içerisinde Repeated Measures dereceleri arasında belirgin bir fark gözlenmiştir. Dereceler arasındaki bu fark, bireylerin seçtiği sıcaklık konumunun sıcaklık tabakalanması içinde zamana bağlı olarak değiştiğini göstermektedir. Bu zaten beklenen bir sonuçtur, çünkü sıcaklığın kademeli olarak değişim gösterdiği bir aralık içerisindeki bireyler öncelikle tabakalanma içerisinde hareket ederek farklı konumlardaki sıcaklıkları algılar ve en uygun optimal sıcaklık aralığındaki konumlanma noktasını seçerler.

Bununla birlikte, dağılımların %95 güven aralıklarının göreceli olarak geniş olduğu göz önünde bulundurulduğunda, gelecekte daha detaylı ve hassas düzenekler kullanılarak ve örneklem büyüklüğü artırılarak yapılacak çalışmalar bir karşı-gradiyent varyasyonu örüntüsü ortaya çıkarabilir. Bununla birlikte mevcut analizler yaklaşık olarak aynı yaş aralığındaki ergin erkek bireylerle yapılan çalışmalardır ki sıcaklık tercihinin böceklerde gelişim evresine, eşeye ve üreme durumuna bağlı olarak değişim gösterebildiği bilinmektedir [96, 210, 211]. Böceklerde sıcaklık hem ergin hem de juvenil evrelerde metabolizma, lokomasyon, beslenme gibi çeşitli biyolojik parametreleri etkilemektedir. Bununla birlikte ektotermelerde vücut sıcaklığı juvenil evrelerde gelişim ve büyüme hızını doğrudan etkilemektedir [10, 69, 118, 212, 213]. *Isophya rizeensis* gibi kesin bir univoltin hayat döngüsüne sahip böcek türlerinde, yüksekliğe bağlı olarak büyüme için elverişli zaman aralığı da kısalmaktadır. Büyüme için elverişli olan zaman aralığındaki kısalmaya bağlı olarak bazı amfibi, sürüngen ve böcek türlerinde bu durumu telafi eden, büyüme ve gelişme hızındaki artışı kapsayan bir karşı gradiyent uyumu görülebilir [78]. Gelişme ve büyüme hızını arttırmak için, ortam sıcaklığının uygun olduğu zamanlarda davranışsal olarak daha yüksek sıcaklık aralıkları tercih edilerek gelişimi tamamlamak için gerekli gün-derece miktarına ulaşılabilir [185, 214].

Büyüme ve gelişmenin yanısıra erginleri de göz önünde bulundurursak, vücut sıcaklığı eş bulma, kur davranışı, predasyondan kaçınma, beslenme gibi harekete

dayalı faaliyetler ile doğrudan ilişkilidir [211]. Orthoptera'da erkek bireyler aktif olarak eş bulma davranışı sergiledikleri için, dişilere göre daha aktif bir yaşam döngüsüne sahiptirler. Erkekler tarafından çıkarılan türe özgü çağrı sesleri eş bulma, tanıma ve seçiminde büyük öneme sahiptir [27, 215, 216]. Çalı çekirgelerinin de, tüm sesli sinyallerle eş bulma davranışı sergileyen canlılar arasında belki de en kapsamlı stratejileri sergileyen grup olduğu belirtilmektedir [217, 218]. Orthoptera'da çağrı sesi ve sıcaklık arasındaki ilişki çeşitli çalışmalarda gösterilmiştir. Örneğin, Walker [219] Tettigoniidae'den *Orchelimum* türlerindeki çağrı sesleri üzerinde yaptığı çalışmada, ektotermelerde bu tip sinirsel (mekanizmalar) ile sıcaklık arasında doğrusal bir korelasyon olduğunu belirtmiştir. *Gryllus integer* ve *Teleogryllus* türlerinde yapılan çalışmalarda sıcaklığın atım (pulse) süresi, atımlarası süre, tepe sıklığını içeren çeşitli çağrı sesi parametreleri üzerinde etkili olduğunu gösterilmiştir [220, 221]. Çağrı sesi, hareket, yönelim gibi davranışların sıcaklık bakımından daha az elverişli olan yüksek alanlarda daha yüksek bir seçim baskısı altında olabileceği düşünülmelidir. Bu durumda *I. rizeensis*'in yüksek alanlarda yaşayan bireylerinin sahip oldukları sıcaklık tercihlerinin, en az alçak ve orta bölgelerdekilerin sıcaklık tercihleri kadar olması beklenen bir sonuçtur ve bu tür için davranışsal sıcaklık düzenlemesi üzerinde belirgin bir seçim baskısı olduğuna işaret etmektedir.

Orthoptera türlerinde sıcaklık düzenlemesi performans üzerindeki etkilerinin yanı sıra, aynı zamanda patojenlere karşı direnç açısından da büyük öneme sahiptir. Çeşitli Orthoptera türleri özellikle fungal enfeksiyon durumlarında, davranışsal ateş olarak tanımlanan bir mekanizmayla, güneş altında vücut sıcaklıklarını patojenlerin hoşgörü aralığının üstündeki bir noktaya getirerek patojenden korunurlar [41, 222]. Davranışsal ateşin (behavioral fever) fungus enfeksiyonlarından korunmadaki rolü farklı Orthoptera türlerinde gösterilmiştir [223, 224]. Ayrıca davranışsal ateşin söz konusu olmadığı durumlarda da, dengeli bir sıcaklık düzenlemesinin çeşitli fungal patojenlere karşı direnci güçlendirdiği gösterilmiştir [224].

2.2.2 Hipotez 2: Vücut Sıcaklığı, Sıcaklık Fazlası ve Renklenme İlişkisi

2.2.2.1. Vücut sıcaklığı ve çevresel sıcaklık ilişkisi

Özellikle ektotermik canlı türlerinde sıcaklık düzenlemesi çalışmalarında ilkin olarak metabolik ve davranışsal sıcaklık düzenlemelerinin birbirlerine oranla

canlının sıcaklık biyolojisi üzerinde ne derecede etkili olduğunun tespit edilmesi önem taşımaktadır [11, 225].

Vücut sıcaklığı verileri ile birlikte vücut sıcaklığı ölçümlerinin alındığı çevresel sıcaklık verilerinin birlikte değerlendirilmesi, incelenen canlının termokonformluk derecesi hakkında önemli bilgiler sağlamaktadır. Böceklerin genel olarak ektotermik canlılar olduğu düşünülse de, çok sayıda Orthoptera üyesinin de dahil olduğu bazı böcek türleri genellikle toraks bölgesinde bulunan kanat kaslarının baş rolü oynadığı endotermik sıcaklık düzenlemesi yeteneğine sahiptir [94, 191, 226-229]. Bu çalışma kapsamında da değerlendirmede ilk basamak olarak çalışma alanından alınan *I. rizeensis*'in vücut sıcaklığı verileri ile çevresel sıcaklık verileri karşılaştırılmış ve vücut sıcaklığı ile çevresel sıcaklık arasındaki ilişki ortaya konmuştur. Ortalama vücut sıcaklığı çoğunlukla çevresel sıcaklıktan yüksek olduğu gözlenmesine rağmen, bu durumun herhangi bir fizyolojik ya da metabolik sıcaklık düzenlemesinin işareti olarak kabul edilmesi doğru olmaz. Vücut sıcaklığı ve çevresel sıcaklık arasındaki korelasyon incelendiği zaman, regresyon eğrisinin 1 değerine çok yakın olduğu görülmektedir. Genel olarak 1 değerine çok yakın bir korelasyon eğrisi sıcaklık düzenlemesi yoksunluğuna işaret ederken, 1 değerinden belirgin olarak düşük bir eğri sıcaklık düzenlemesinin olduğunu gösterebilir [193, 230]. Örneğin Sanborn [192] büyük ve iyi uçucu bir tür olan Büyük Batı Ağustos Böceği (*Platypedia putnami*) ile yaptığı çalışmada ortalama olarak 0,64 değerinde bir korelasyon tespit etmiş, yine benzer bir endotermi yeteneğini Verdu et al [229] *Scarabeus* türlerinin özellikle uçuş anındaki vücut sıcaklıklarını ölçerek gözlemiştir. Büyük vücutlu ve iyi uçucu olan bu türler, kanat kaslarını titreştirerek metabolik ısı üretme yeteneğine sahiptir.

Sakaluk ve Eggert [193] *I. rizeensis* gibi yüksek alanlara özelleşmiş ve uçuş yeteneğini kaybetmiş bir Orthoptera türü olan *Cyphoderis strepitans*'da (Haglidae) yaptıkları çalışmada, yüksek bir korelasyon (0,90) saptamışlardır. Bu tez çalışmasında da *I. rizeensis*'de vücut ve çevre sıcaklıkları arasındaki korelasyonun 0,91 gibi 1'e çok yakın bir değer olduğu tespit edilmiştir. Sakaluk ve Eggert'in [193] sonuçlarıyla uyumlu sonuçların ortaya çıkması çarpıcıdır. Bu sonuçlar *I. rizeensis*'in, *Cyphoderis strepitans* türünde olduğu gibi, metabolik sıcaklık düzenlemesi yeteneğinin çok düşük olduğunu ya da hiç olmadığını göstermektedir. Lactin ve Johnson [33] çekirge (Orthoptera: Acrididae) nimfleri için güneş ışınımı,

rüzgar hızı gibi çeşitli çevresel parametreleri dahil ederek bir ısınma modeli oluşturmuşlardır. Oluşturulan bu modele göre çevresel sıcaklık ile vücut sıcaklığı arasındaki tahmini korelasyon (r^2) değeri 0,87 olarak tespit edilmiştir.

Bu çalışma kapsamında elde ettiğimiz vücut sıcaklığı ve çevresel sıcaklık arasındaki korelasyon verilerinin, geçmişte böcekler için yapılmış olan çalışmalarla (özellikle diğer Orthoptera türleri) ile tutarlı olduğu görülmektedir. Kanat kasları körelmiş, göreceli olarak büyük bir tür olan *I. rizeensis*'in sıcaklık düzenlemesi yeteneği, çoğu alpin tür gibi, büyük oranda güneş ışınımından yararlanmaya dayalı davranışsal yöntemlere bağlıdır. Vücut sıcaklığını düzenlemede temel olarak güneş ışınımını kullanan böcek türleri, güneş ışığının açısına göre vücut pozisyonlarını değiştirerek vücut yüzeyi ile güneş radyasyonu arasındaki açıyı ayarlarlar ve bu sayede vücut sıcaklığını düzenlerler [53, 99]. *Isophya rizeensis* bireylerinin, gün içerisinde bitki örtüsünde yukarı ve aşağı hareket ettikleri, güneşe göre vücut pozisyonlarını değiştirdikleri gözlemlenmiştir. Bu davranış dizisi, çeşitli Orthoptera türlerinde vücut sıcaklığını arttırmanın yanısıra güneş ışınımının çok yoğun olduğu zamanlarda da aşırı ısınmayı önleyerek vücut sıcaklığının belirli bir aralıkta tutulmasını sağlayan davranışsal düzenleme mekanizmaları arasındadır [34, 53, 99, 231].

2.2.2.2. Sıcaklık fazlası

Böceklerle ilgili sıcaklık adaptasyonu çalışmalarında ilk değerlendirilen parametrelerden birisi de sıcaklık fazlası, yani vücut sıcaklığı ile çevresel sıcaklık arasındaki farktır [63, 231]. Güneş ışınması altında tamamen termokonform olsa dahi, bir böceğin vücut sıcaklığı çevresel sıcaklıktan daha yüksek bir değere ulaşır [63]. Güneş ışınımının emilimi yoluyla, çevresel sıcaklığa göre vücut sıcaklığının arttırılması lokomasyon, eş arama, ses çıkarma, beslenme ve üreme gibi uyumla ilişkili parametreler üzerinde doğrudan etkilidir [35, 63, 232]. Kısıtlı süreler içerisinde vücut sıcaklığının arttırılması, özellikle *Isophya rizeensis* gibi sıcaklığın kademeli olarak düşüş gösterdiği ve güneşlenme zamanlarının oldukça kısıtlı olduğu dağlık alanlarda yayılış gösteren böcekler için büyük öneme sahiptir. Termal Melanizm Hipotezi; ektotermik canlılarda koyu renklenmeye sahip bireylerin açık renkli bireylere göre güneş ışınımını daha hızlı emerek, vücut sıcaklıklarını daha hızlı bir şekilde ve daha yüksek denge sıcaklıklarına getireceğini ve bu sebeple özellikle soğuk alanlarda melanik bireylerin avantajlı

olduğunu öngörür. Tam tersine daha sıcak çevre koşullarında koyu renkli bireyler aşırı ısınma tehlikesi nedeni ile risk altına girebilir [140, 233, 234]. Termal Melanizm Hipotezi'nin başka bir varsayımı ise vücut büyüklüğünü de hipotez içerisine dahil eder. Termal Melanizm Hipotezi aynı zamanda melanik bireylerin açık renkli bireylere göre daha küçük vücutlu olmasını öngörmektedir ki, bu varsayımın altındaki mekanizma ise melanik bireylerde vücut büyüklüğünün belli bir noktanın üzerinde olmasının aşırı ısınma tehlikesini artırmasıdır [235-237]. Böceklerde arazide yapılan çalışmaların önemli bir kısmı Termal Melanizm Hipotezi'ni desteklemektedir [238, 239]. Melanizm ve vücut büyüklüğü arasındaki ısınma oranı ile ilgili bu uzlaşma nedeniyle *I. rizeensis* gibi alansal renk polimorfizmi gösteren türlerde, renklenme ve vücut sıcaklığı arasındaki ilişkinin değerlendirilmesinde, vücut büyüklüğünün de değerlendirmeye eklenmesi gereklidir. Bu çalışma kapsamında *I. rizeensis* türünün arazide ölçülen vücut sıcaklığı fazlası verileri değerlendirilirken gruplayıcı değişken olarak renklenme, devamlı değişken olarak da pronotum uzunluğu olarak ölçülen vücut büyüklüğü eklenmiştir. Sonuçta da sıcaklık fazlasının bu iki karakter ile belirgin bağlantı göstermediği saptanmıştır ($p > 0,05$).

Bu sonuçlar iki şekilde yorumlanabilir; 1) *I. rizeensis* türüne ait bireyler, farklı çevresel koşullar altında vücut sıcaklıklarını sürekli olarak belirli bir optimal sıcaklık aralığında tutma eğilimi göstermektedirler. Bu durum aynı zamanda sıcaklık tercihi denemelerinin sonuçları ile desteklenmektedir. Şöyle ki, yapılan deneyler farklı yüksekliklerdeki populasyonların sıcaklık tercihinin birbirlerinden belirgin olarak farklı olmadığını göstermektedir. Geçmişte yapılan çalışmalarla da Orthoptera ve çeşitli böcek türlerinin, doğal ortamlarında optimal sıcaklığın altında ve üstündeki sıcaklıklarda vücut konumlarını değiştirme, sakınma, gömülme, kümelenme gibi farklı davranışsal düzenleme yollarıyla vücut sıcaklıklarını belli aralıklar içinde tuttukları gösterilmiştir [99, 100, 231, 240]. *Isophya rizeensis* için toplanan sıcaklık fazlası verileri değerlendirildiğinde, gün içerisinde sürekli olarak çevresel sıcaklığın üzerinde bir vücut sıcaklığının korunduğu görülmektedir. Ancak sıcaklığın çok yükseldiği zamanlarda da güneş ışınımına göre konum ve pozisyon değiştirilerek vücut sıcaklığının çevre sıcaklığının çok üstüne çıkması engellenmektedir. Sonuçta koyu renkli melanik bireyler ile açık renkli bireyler arasındaki optimal sıcaklık tercihi farklılık göstermediğinden, vücut sıcaklığı fazlası değerlerinde de belirgin bir

farklılığın gözlemlenmesine engel olabilir. 2) İkinci açıklama ise melanizmin, özellikle küçük boyutlu ektotermik canlılarda, ışınım altında vücut sıcaklığında belirgin bir farklılık oluşturmadığını öngörür [63]. Toplamda, enerji emiliminin meydana geldiği dalga boyu aralığı 290-2600 nm arasını kapsarken (buna morötesi, görünür ve kızıl-ötesi ışınım dahildir), görülebilir ışınım sadece 400-700 nm dalga boyları aralığını kapsamaktadır. Bu nedenle insanların görsel duyu aralığında gözlemlenen farklılığın bir hayvanın toplam emilim bütçesi bakımından çok da iyi bir belirleyici olduğu söylenemez, bu da renk-sıcaklık ilişkisinin belirsiz olmasına yol açabilir [7, 140]. Bu nedenle çok sayıda türde renklenme ve ısınma oranları arasında belirgin bir ilişki gözlenmesine karşın, bütün melanik ektotermelerde bu yönde bir eğilim olduğunu söyleyemeyiz. Özellikle göreceli olarak küçük vücut büyüklüğüne sahip ektotermelerde renklenme, güneşlenme koşullarında vücut sıcaklığı yönünden belirgin bir fark oluşturmayabilir. Örnek olarak Shine ve Kearney [241] farklı renk ve büyüklüklerdeki (büyük: 246 mm uzunluğunda, 60 mm çapında, küçük: 60 mm uzunluğunda ve 15 mm çapında) silindirik biçimli bakır modellerle yaptıkları çalışmada, renklenmenin güneş ışınımı altında büyük modellerin sıcaklığı üzerinde daha büyük bir etkisi olduğunu saptamışlardır. Buna ek olarak *I. rizeensis* türünde görülen farklı renk morfları, renk bakımından farklılık göstermelerine karşın, yüzey yansıtım derecesi (reflektans) değerleri bakımından belirgin farklılık göstermeyebilir. Tez çalışmasında bu sorulara cevap bulabilmek için, yapay ışıklandırma koşulları altında farklı renk morflarının vücut sıcaklığı değişimleri ölçülmüştür. Bu ölçümlerin sonuçları sıcaklık kapasitesi deneyleri kapsamında değerlendirilecektir.

Renklenmeye ek olarak, pronotum uzunluğu olarak ölçülen vücut büyüklüğüyle sıcaklık fazlası arasında da belirgin bir bağlantı bulunamamıştır. Vücut büyüklüğü sıcaklık düzenlemesi açısından böcekler için önemli bir parametredir [226]. Böceklerde ve diğer ektotermikler ile laboratuvarında yapılan çalışmalar, vücut büyüklüğünün sıcaklık fazlası üzerinde etkili olduğunu göstermektedir. Genel olarak ektotermelerde büyük vücutluluk sıcaklık inertiası nedeniyle emilim hızını azaltmakta, ancak kütle yüzey oranı ilişkisi sebebiyle aynı koşullar daha yüksek son denge sıcaklığı ve sıcaklık fazlası ile sonuçlanmaktadır [94, 154, 226]. *Isophya rizeensis* türünde ise, bu çalışmada daha sonra detaylıca değineceğimiz gibi, yapay denemelerde vücut büyüklüğünün ısınma hızı üzerinde önemli bir

etkisinin olduđu saptanmıřtır. Yapay kořullar altındaki sonulardan farklı olarak, dođal ortam kořullarında vücut büyüklüđu ile sıcaklık fazlası arasında belirgin bir iliřkinin gözlenmemesi, büyük olasılıkla bireylerin davranıřsal sıcaklık düzenlemesi yoluyla vücut sıcaklıklarını belli bir optimal sıcaklık aralıđında tutma eğilimi göstermesine bađlı olabilir.

Sonuçta I. rizeensis'in renklenmesi ve sıcaklık fazlası için kurduđumuz hipotezi deđerlendirdiđimiz zaman, bu hipotezde beklediđimiz gibi renklenme ve sıcaklık fazlası arasında belirgin bir iliřki saptanamamıřtır. Bu durum, melanizmin sıcaklık fazlasını arttırmaya yönelik ve sıcaklık uyumuyla iliřkili bir uyumsal altyapısı olmadıđına iřaret etmektedir.

2.2.3. Yükseklik ve sıcaklık düzenlemesi

Vücut sıcaklıđı ve sıcaklık fazlası verileri ektotermik canlıların sıcaklık biyolojisi hakkında önemli bilgiler verirler, ancak davranıřsal sıcaklık düzenlemesini etkin bir şekilde kullanan ektotermik canlılarda sıcaklık düzenlemesi etkinliđinin karřılařtırılmasında bu parametreler yeterli deđildir [114, 115]. Bulunduđu mikro-iklimsel kořullar ierisinde bir canlının vücut sıcaklıđını belirli bir optimal sıcaklık aralıđı ierisinde tutma bařarısı, sıcaklık düzenlemesi etkinliđinin derecesini gösteren önemli bir ölçüttür. Yapılan çok sayıda alıřmada çeřitli ektotermilerin vücut sıcaklıđı dađılımları, operatif çevresel sıcaklık (T_e) dađılımları ile karřılařtırılmıřtır. Operatif çevresel sıcaklıđın ölçülmesinde ise genellikle metabolik ısı üretiminin ihmal edildiđi durumda canlının vücut sıcaklıđını temsil ettiđi varsayılan, incelenen canlı ile benzer biçim ve büyüklükteki bakır, plastik, reine ya da ölü hayvanlar kullanılarak elde edilen modellerin sıcaklık dađılımları kullanılmaktadır [103, 104, 115]. Vücut sıcaklıđının (T_b), optimal sıcaklık tercihindense sapma (D_b) deđerinin ve operatif çevresel sıcaklıđının (T_e) optimal çevresel sıcaklıktan sapma derecesine (D_e) olan oranı sıcaklık düzenlemesi indeksi olarak sıka bařvurulan bir parametredir ($1-D_b/D_e$) [11, 237]. Ancak bu alıřmanın kapsamında incelenen türü temsil eden modeller henüz hazırlanamamıř olması ile birlikte teknik ekipman ve alıřma süresinin kısıtlı olması nedeniyle, alıřma alanlarından operatif çevresel sıcaklık verileri elde edilmemiřtir. Aynı zamanda *I. rizeensis* türünde gözlemlenen belirgin vücut büyüklüđu polimorfizmi de, modelle yapılacak alıřmaları zorlařtırmaktadır. Bununla birlikte operatif çevresel sıcaklıđın en fazla bařarı ile uygulandıđı canlılar,

sürüngenler ve amfibiler gibi, böceklere göre daha büyük vücutlu olan ve metabolik sıcaklık düzenlemesinin gene böceklere göre nispeten daha gelişmiş olduğu grupları içermektedir [11, 237]. Vücut sıcaklığı ile çevresel sıcaklığın ilişkisini değerlendirdiğimiz kısımda da belirttiğimiz gibi, *I. rizeensis* benzeri kanatları körelmiş Orthoptera üyelerinde metabolik ısı üretimi ihmal edilebilecek derecede düşük ve çevresel sıcaklık ile vücut sıcaklığı arasındaki korelasyon değeri 1'e çok yakındır. Bu nedenle çalışmamızda vücut sıcaklığı ölçümü yapılan bireylerin konumlarından alınan çevresel sıcaklık (T_a) değerlerinin, (T_{pref}) değerinden sapma oranı olan D_a değeri bulunmuş ve D_b değeri ile karşılaştırılmıştır.

D_a ve D_b değerlerinin dağılımları için iki ayrı tek yönlü varyans analizinde üç yükseklik grubu karşılaştırılmıştır. Sonuçta D_a değerinin tüm gruplar arasında farklılık gösterdiği tespit edilmekle birlikte, D_b değerlerinin alçak ve orta yükseklik grupları arasında belirgin bir farklılık göstermediği görülmektedir. Özellikle çevresel sıcaklık sapmasının orta enlemlerde alçak enlemlerden daha düşük değerde olması çarpıcıdır. Ancak göz önünde bulundurulması gereken bir durum şu şekildedir; *I. rizeensis* sıcaklık bakımından fırsatçı bir davranış yapısı sergileyen ve özellikle sıcaklığın düşük olduğu kapalı ve yağışlı havalarda bitki örtüsünün en alt katmanlarında gizlenen bir türdür. Bu nedenle, özellikle alçak ve orta yüksekliklerde, güneşli havalarda bitki örtüsünün üst katmanlarına çıkma yoluyla güneşlenerek beslenme, eş bulma, çiftleşme davranışları için gerekli optimal vücut sıcaklığı değerlerine ulaşabilir. Sonuçta, ölçüm zamanlarında toplanan çevresel sıcaklık verilerinden, sıcaklık düzenlemesi açısından en uygun alanın orta yükseklikler olduğu sonucu çıkmaktadır. Fırtına Vadisi'nin yüksek alanlara kadar olan kısmında genel olarak rüzgar hızının oldukça düşük olduğu (3,3 ve 1,6 m/s arasında değiştiği) belirlenmiştir ve buna ek olarak orta enlemler genellikle vadinin daralma gösterdiği korunaklı alanları içermektedir. Bu nedenlerden dolayı orta enlemlerin sıcaklık bakımından daha kararlı bir sahip olduğunu söyleyebiliriz. Yüksek alan grubunun ise hem D_a hem de D_b değerlerinin alçak ve orta yükseklik gruplarından belirgin derecede fazla olduğu görülmektedir. Alanda belirli bir yüksekliğin üzerine çıkıldıkça, özellikle 1600-1800 metrelerden sonra, çevresel sıcaklık artık fazlasıyla azalmakta ve ortamdaki sislenme oranının da artışı sıcaklıktaki bu azalmayı daha da tetiklemektedir. Ancak dağılım grafikleri

incelendiği zaman ortam sıcaklığında sapmadaki artışın, vücut sıcaklığındaki sapmaya göre çok daha fazla olduğu görülmektedir. Bu durum aslında bu türde azalan çevre sıcaklığına karşı telafi edici bir davranışsal seçim olduğunu işaret etmektedir. Rüzgar hızının aşağı alanlara göre daha fazla olduğu bu yüksek alanlarda, bitki örtüsü subalpin-alpin tipe dönmekte ve boyları kısalmaktadır. Çekirgeler bu ortam şartlarında, havaya göre sıcaklığın gün içinde daha kararlı bir profil gösterdiği toprağa daha yakın bir konumda dağılım gösterirler. Bu durumun ikinci açıklaması, yüksekliğe bağlı olarak görülen çevrenin fiziksel koşullarındaki değişimdir. Yükseklik artışı birlikte atmosfer yoğunluğu azalır, buna bağlı olarak da hava ve katı cisimler arasındaki ısı transferinin katsayısında (konveksiyon) ve dolayısı ile ısı kaybında bir azalma meydana gelir. Bu durumun aksine yoğunluğu incelen atmosfer nedeniyle ışınım yoluyla olan ısı transferinde de artış gözlemlenebilir [15]. Bu iki etken birleştiği zaman, yüksek alanlarda bulunan canlıların vücut sıcaklığında bir tamponlanma etkisi oluşturabilir. *I. rizeensis*'in davranışsal sıcaklık düzenlemesini etkin olarak kullanan bir tür olduğu da dikkate alındığında, etkin bir davranışsal sıcaklık tercihi ve fiziksel şartlar birleşerek bu telafi edici bir örüntüyü ortaya çıkarabilir.

Sonuçta yüksek alandaki popülasyonların vücut sıcaklıklarını belirli bir optimal sıcaklık aralığında tutma başarısı alçak ve orta yükseklik popülasyonlarından belirgin olarak daha düşük olduğu için, oluşturduğumuz üçüncü hipotezden beklediğimize uygun olarak; ***I. rizeensis*'in farklı yüksekliklerde bulunan popülasyonları, vücut sıcaklığının çevresel sıcaklıktan sapma dereceleri bakımından birbirlerinden belirgin farklılık gösterdiği sonucuna varmaktayız.** Ancak, bununla birlikte yüksek alan popülasyonlarında hızlı bir düşüş gösteren çevre sıcaklığını telafi edici bir yapıya işaret eden bulgulara rastlanmıştır.

Sıcaklık düzenlemesi başarısındaki bu farklılığın nedeni, büyük olasılıkla yüksek alanlardaki mikro-iklimsel sıcaklığın daha alçak alanlara göre oldukça düşük olmasıdır. Tüm yükseklikler arasında optimal sıcaklık tercihi aralığının belirgin farklılık göstermemesine rağmen (hatta yüksek popülasyonlarda sıcaklık tercihinin anlamlı olmasa da daha yüksek olduğu görülmektedir), yüksek bölgelerdeki mikro-iklimsel sıcaklığın daha alçak alanlara göre oldukça düşük olması nedeniyle, bu alanlarda vücut sıcaklığını optimal sıcaklık aralığı içerisinde tutmak daha zordur. Davranışsal sıcaklık düzenlemesi, temelde güneş ışınımı ve mikro-iklimsel

farklılıkların kullanımına bağlıdır. Bu parametrelerin canlı için uygun aralıklar içerisinde bulunma olasılığının daha düşük olduğu yüksek alanlarda, davranışsal sıcaklık düzenlemesinin tek başına yeterli olmadığı görülmektedir. Nitekim çevresel sıcaklığın tercih sıcaklığından sapma değerlerine de dikkat edersek, yüksek alanların sıcaklık bakımından çok daha elverişsiz koşullar oluşturduğu görülmektedir. Ancak hem çevresel (D_a) hem de vücut sıcaklığının (D_b) sapma değerleri yüksek alanlarda daha fazla olmasına karşın, yüksek alanlardaki D_a değerlerinin D_b değerlerine göre daha hızlı arttığı görülmektedir. Bu durum şunu göstermektedir. D_b değerleri ve operatif çevresel sıcaklık değerlerinin (D_e) bir fonksiyonu olarak değerlendirilen sıcaklık düzenlemesi indeksi (termoregülatif indeksi) hesaplamamız durumunda, yüksek alanlardaki sıcaklık düzenlemesi başarısının aşağı bölgelere göre yüksek olduğu sonucuna dahi ulaşılabilir.

Ancak, D_e değerlerinin hesaplanabilmesi için, incelenen canlı ile benzer büyüklük ve biçime sahip farklı renklenmeye sahip modeller kullanılarak uzun süreli olarak, gün içerisindeki çevresel operatif sıcaklık dağılımlarının elde edilmesi gereklidir. Bu çalışma kapsamında öncelikli olarak *I. rizeensis* türünün optimal sıcaklık tercihi aralığı tespit edilmiştir. Gelecekte gün içinde uzun süreleri kapsayan tekrarlı vücut sıcaklığı ölçümlerinin, modellerden elde edilen operatif sıcaklık ölçümü değerleri ile birleştirilmesi sonucu bu türün sıcaklık düzenlemesi örüntüsü detaylı olarak ortaya çıkarılabilir. Aynı zamanda *I. rizeensis* türü ile birlikte konspesifik olarak bulunan *Phonochorion uvarovi* ve *Poecilimon similis* gibi diğer Barbitistini Tribüsü üyesi çalı çekirgelerinin sıcaklık düzenleme örüntülerinin ortaya çıkarılarak karşılaştırılması, özellikle vücut büyüklüğü, renklenme ve sıcaklık düzenlemesinin tür içi ve türler arası uyumsal altyapısının aydınlatılması konusunda önemli bilgiler sağlayabilir.

2.2.4. Sıcaklık kapasitesi

Isophya rizeensis türünde yükseklik artışı ile birlikte melanizm derecesinin azalma gösterdiği daha önceki çalışmalarda rapor edilmiştir [16, 26]. Ancak bu melanizm derecesi yüksekliğe bağlı olarak sayısal bir içerik halinde gösterilmemiştir. Bu çalışmada farklı yüksekliklerden alınan örneklerin melanizm dereceleri karşılaştırıldığında, yükseklik artışı ile birlikte belirgin bir doğrusal negatif korelasyon gözlemlendiği görülmektedir. Bununla birlikte melanizm derecesindeki azalmayı gösteren korelasyonun, istatistiksel olarak belirgin olmasına rağmen, çok

kuvvetli olmadığı görülmektedir ($r^2 = 0,17$). Ek olarak yüksekliğe artışına bağlı görülen bu azalışın yanında melanizm derecesi alanlar içerisinde yüksek bir varyasyon göstermektedir. Renklenmede görülen farklılığa ek olarak, dorsalde bulunan açık renkli kırmızı ve sarı renkli çizgiler de melanizm derecesini önemli derecede etkilemektedir.

Melanizmde gözlemlenen bu azalışın sıcaklık düzenlemesi ile ilişkisinin anlaşılması için sıcaklık fazlası ve renklenme arasındaki korelasyon değerlendirilmiş, ancak sıcaklık fazlası ve renklenme arasında belirgin bir bağlantı bulunamamıştır. Doğal ortamda ölçülen vücut sıcaklığı ve sıcaklık fazlası parametreleri tek başlarına, renklenme ve sıcaklık düzenlemesi arasındaki ilişkiyi incelemek için yeterli değildir [104]. Böceklerde renk morfolojisinin vücut sıcaklığı üzerindeki etkisini araştırmada başvurulan en yaygın deneysel yöntemler, kontrollü şartlar altında yapay bir ışık (ışınım) kaynağı altında farklı renk morflarına sahip bireylerin ısınma oranlarını karşılaştırmaktır. Bu yöntemi kullanan çok sayıda çalışma, farklı böcek türlerinde termal melanizm hipotezinin öngördüğüne uygun sonuçlar ortaya koymuştur [35, 74, 102, 144, 153]. *I. rizeensis* türünde yüksekliğe bağlı olarak görülen renk polimorfizmi, termal melanizm hipotezinin öngördüğüne ters bir varyasyon örüntüsü ortaya koymaktadır. Yani daha sıcak alçak bölgelerde melanizm derecesi daha yüksek iken, daha soğuk iklimsel koşulların hakim olduğu yüksek bölgelerdeki populasyonlar melanizm oranı düşük ve populasyon daha açık renkli bireylerden oluşmaktadır. Bu durumda beklentimiz, incelediğimiz türde renklenme ile vücut sıcaklığı artış hızı arasında belirgin bir ilişkinin olmamasıdır. Kontrollü laboratuvar koşullarında ve farklı ışınım oranlarında (50 w/m^2 , 150 w/m^2 , 300 w/m^2) gerçekleştirdiğimiz sıcaklık kapasitesi denemeleri sonucunda, beklentilerimize uygun olarak, açık ve koyu renkli bireylerin her üç ışınım derecesinde de birbirlerinden belirgin bir farklılık göstermediği görülmektedir. Bu nedenle sıcaklık kapasitesi ve melanizm ilişkisini sınamak için kurduğumuz dördüncü hipotezimizi kabul edebiliriz; ***I. rizeensis türünde farklı melanizm derecelerine sahip bireyler, güneş ışınımı altında ısınma hızı bakımından birbirlerinden farklılık göstermemektedir.***

Benzer yöntemleri kullanan çok sayıda çalışmanın büyük bir kısmı, melanizm ve ısınma hızı arasında belirgin bir korelasyon olduğunu ve koyu renkli melanik bireylerin açık renkli bireylere göre vücut sıcaklıklarını daha hızlı arttırdıklarını

göstermiştir [74, 153, 187]. Ancak arada belirgin bir ilişki olmadığını belirten çalışmalar da vardır, örneğin Punzalan et al. [102] *Phymata americana* türünde yaptıkları çalışmada, bizim çalışmamızdakine benzer şekilde yapay ışınım altında farklı renklenmeye sahip ölü bireylerin regresyon grafiklerinden elde edilen ısınma hızı (k) değerlerini karşılaştırmış ve daha fazla melanik lekeye sahip bireyler ile daha az lekeli bireylerin ısınma hızları arasında belirgin bir fark olmadığını göstermiştir. Literatürdeki çalışmaların farklı sonuçlar vermesinde, büyük olasılıkla çalışılan canlı türlerinin renklenme polimorfizmi örüntülerinin farklılık göstermesi etkilidir. *I. rizeensis* türünde de sıcaklık kapasitesi ve melanizm derecesi arasında belirgin bir korelasyon gözlenmemesinin çeşitli sebepleri olabilir. Yüksekliğe bağlı olarak melanizm derecesindeki doğrusal ilişkinin çok kuvvetli bir korelasyon göstermediğini de göz önünde bulundurursak 1) Düşük yüksekliklerdeki populasyonlarda yoğun olarak bulunan koyu renkli bireyler ile yüksek alanlarda bulunan açık renkli bireylerin arasındaki renklenme farkı istatistiksel olarak belirgin bir anlam göstermesine karşın, ısınma hızlarında belirgin bir değişikliğe neden olacak derecede bir farklılık oluşturmamaktadır. 2) Renklenme bakımından bir farklılık gözlenmesine karşın, farklı renklenmeye sahip bireyler yüzey yansıtma derecesi (reflektans) bakımından belirgin bir farklılık göstermemektedir.

Melanizm derecesi ile birlikte analize dahil ettiğimiz vücut kütlelerinin ise, melanizmin tersine ışınım altındaki vücut ısınma hızını önemli derecede etkilediği görülmektedir. Regresyon analizi sonuçları vücut kütlesi ile ısınma hızı arasında belirgin bir negatif korelasyon olduğunu göstermektedir. Düşük ışınım derecesinde (50 w/m^2) bu ilişkinin istatistiksel olarak belirgin olmadığı görülmektedir. Ancak yüksek ışınım derecelerinde (150 w/m^2 ve 300 w/m^2) aradaki ilişki oldukça belirginleşmektedir. Cisimler ve çevreleri arasındaki ısı alışverişi mekanizmalarından beklediğimiz gibi, sıcaklık eylemsizliği (inertia) nedeniyle bir cismin kütlesi arttıkça enerji akış oranında bir azalma meydana gelir ve bu durum özellikle ışınımın derecesi arttıkça daha da belirginleşir [7]. Bu durumdan beklendiği gibi *I. rizeensis* de vücut kütlelerinin, ışınım altında renklenmeden çok daha önemli bir etken olduğu ortaya çıkmaktadır. Bunun yanısıra melanizmin populasyonlar arasındaki değişimine baktığımız zaman belirgin bir doğrusal korelasyon olmasına karşın bu korelasyonun çok kuvvetli olmaması, renk morflarının melanizm bakımından farklılık göstermesi ile birlikte bu farklılığın

sıcaklık emiliminde tespit edilebilecek denli büyük bir fark oluşturmaması ile sonuçlanabilir.

2.2.5. Genetik farklılaşma

Bu çalışmada *I. rizeensis* türünde melanizm derecesinin farklı yüksekliklerde bulunan populasyonlar arasında farklılık gösterdiği sayısal olarak gösterilmiştir. Yüksekliğe bağlı olarak değişim gösteren bu renk farklılığı örüntüsünün nötral genetik çeşitlilik ile uyum gösterip göstermediğinin anlaşılması için, farklı yüksekliklerdeki 4 noktadan toplanan bireylerin mtDNA'larında bulunan COI bölgelerinden elde edilen diziler değerlendirilerek populasyonlar arası farklılaşma değerleri incelenmiştir. Populasyon genetiğinde kullanılan çoğu mitokondriyel DNA bölgesinde olduğu gibi, COI bölgesi de elektron transfer zincirindeki işlevi nedeniyle yüksek bir nötralite derecesi gösterdiği için nötral genetik çeşitliliğin çalışılması için kullanışlı bir bölgedir [196, 242]. Populasyon genetiği çalışmalarında nötral işaretleyiciler gen akışı, göç ve dispersal gibi süreçlerin incelenmesinde önemli bilgiler sağlamasındandır [163].

Populasyonlar arası gen akışı ve göç açısından güvenilir bilgi sağlaması için, seçilen bölgenin seçilim bakımından nötral bir bölge olması önem taşımaktadır. *I. rizeensis* için seçilen bölgenin seçilim bakımından nötralite derecesi F_u 'nun F_s değeri bakımından nötrallikten belirgin olarak uzaklaşma göstermemesine rağmen ($p > 0,05$), Tajima'nın D değeri bakımından nötrallikten belirgin bir uzaklaşma gösterdiği tespit edilmiştir ($p < 0,05$). Ancak bu istatistiksel nötralite sınamalarının populasyonların geçirdiği büyüme ve daralma gibi çeşitli tarihsel demografik süreçlerden de etkilendiği ve özellikle geçmişte büyüme süreci geçiren populasyonlarda nötral genetik çeşitliliği sınavan mevcut istatistiksel yöntemlerin nötrallikten uzaklaşmayı gösterebileceği belirtilmiştir [243, 244]. COI bölgesi yüksek oranda korunmuş bir bölge olduğu için bu bölgenin seçilime uğraması olasılığı oldukça düşüktür. Bu nedenle populasyonun geçmişte ani bir büyüme geçirip geçirmediğinin anlaşılması için, haplotiplerin ani bir büyüme koşulu altındaki tahmini uyumsuzluk dağılımı modellenmiştir. *I. rizeensis* için oluşturulan gözlenen uyumsuzluk dağılımı, bu model dağılım ile karşılaştırıldığı zaman, beklendiği gibi gözlenen dağılımın ani büyüme modelinden beklenen tek tepeli bir dağılıma yaklaştığı görülmektedir. İstatistiksel olarak değerlendirildiği zaman da gözlenen dağılımın, modelden beklenen dağılımdan istatistiksel olarak farklılık

göstermediği belirlenmiştir ($p > 0,05$). Sonuç olarak, *I. rizeensis*'in bir populasyon büyüme süreci geçirdiği söylenebilir ve Tajima'nın D değeri bakımından gözlemlenen nötralityden uzaklaşma da geçmişteki bu populasyon büyümesine bağlı olabilir. Genetik çeşitlilik açısından haplotip dağılımları incelendiğinde, alanların haplotiplerin dağılımları bakımından birbirlerinden farklılık gösterdiği görülebilir.

Özellikle I. ve II: populasyonlardaki haplotiplerin, tamamen bu populasyonlara özgül olduğu görülmektedir. III. ve IV. populasyonlarda ise 2 haplotipin ortak olduğu, ancak bununla birlikte I. ve II. populasyonlardan tamamen ayrı oldukları görülmektedir. Genellikle dağlık alanlara özelleşme gösteren ve kanatları körelmiş olan *Isophya* türlerinin lokal populasyonları arasındaki genetik farklılaşmanın yüksek olması beklenir [245]. Örneğin Pecsénye et al. [245], Macaristan'da üç bölgede parçalı bir dağılım gösteren *I. kraussi* ve *I. stysi* türlerinde nötral allozim işaretleyicileri ile yaptıkları çalışmada, lokal populasyonlar arasında hem türler içi hem de türler arasındaki farklılaşmanın oldukça yüksek olduğunu tespit etmişlerdir. Diğer Orthoptera türlerindeki genetik farklılaşma çalışmaları da değişik sonuçlar vermiştir. Örneğin Orr et al. [246] allozim işaretleyicileri ile Kaliforniya'da yaptıkları çalışmada *Melanoplus sanguinipes* türünün 14 populasyonu arasındaki ortalama farklılaşmanın oldukça yüksek olduğunu belirtmiş ($F_{st} = 0,445$), ancak aynı çalışmada bu türe oldukça yakın bir tür olan *Melanoplus devastator*'un 4 alt populasyonunda ise genetik farklılaşmanın oldukça düşük olduğunu tespit etmişlerdir ($F_{st} = 0,085$). Coğrafi izolasyonun olmadığı durumlarda da diğer Tettigoniidae türlerinde de polimorfizme bağlı tür içi belirgin genetik farklılaşmalar gözlenebilmektedir. Örnek olarak Bailey et al. [247] mtDNA COII ve COIII bölgeleri üzerinden yaptıkları çalışmada, hem renklenme (aposematik ve kriptik) hem de davranışsal bakımdan (grup halinde ve tek olarak yaşayan) farklılık gösteren Mormon çekirgelerinin (*Anabrus simplex*) genetik olarak iki ayrı soy hattı oluşturduğunu tespit etmiştir. Farklı renk morfları arasındaki genetik farklılaşma üzerine önemli bir çalışma King et al. [65] tarafından Yeni Zelanda'da dağılım gösteren *Hemideina maori* (Orthoptera: Stenopelmatidae) türünde gerçekleştirilmiş ve bu çalışmada mtDNA COII bölgesi üzerinden yapılan RFLP çalışması sonucunda allopatrik yeşil ve siyah renkli populasyonların haplotip dağılımı

bakımından farklılık gösterdiği, ara noktada bulunan melez bireylerin ise haplotip açısından da bir karışım gösterdiği tespit edilmiştir.

Bu tez çalışmasında da, uçuş yeteneğini kaybetmiş *Isophya* türlerinden beklendiği gibi, yerel populasyonlar arası genetik farklılaşma değerlerinin yüksek olduğu görülmektedir. F_{st} değerlerini göz önüne aldığımızda göze çarpan bir sonuç en alçak noktada yer alan I. populasyonun tüm diğer populasyonlardan belirgin bir farklılaşma göstermemesidir ($p > 0,05$). Bununla birlikte III. ve IV. populasyonlara daha yakın konumlanmış olan II. populasyonun bu populasyonlardan belirgin bir genetik farklılaşma gösterdiği görülmektedir. Bu gerçek karşısında göz önüne almamız gereken birinci durum, I. populasyonun örneklem büyüklüğünün diğer populasyonlardan düşük ve var olan iki birey de farklı haplotiplere sahipti olmasıdır. Bu düşük örneklem boyutu, bu populasyon ile diğer populasyonlar arasında belirgin bir farklılaşmanın gözlenememesine neden olmuş olabilir. Bununla birlikte örneklem büyüklüğü daha büyük ve diğer populasyonlara eşit olan ($n = 4$) II. populasyonu göz önüne alırsak bu populasyon ile yüksek alanlardaki III. ve IV. populasyonlar arasında belirgin bir farklılaşma göze çarpmakta olduğunu ve farklılaşma derecesinin de coğrafik uzaklığa bağlı olarak arttığını görebiliriz. Nötral genetik varyasyon, uyumsal genetik varyasyondan farklı olarak, büyük oranda seçilime bağlı olmayan stokastik süreçlerin etkisi altında oluşur [248]. Bu durumda alanlar arasında gözlemlediğimiz bu genetik farklılaşmanın, genetik sürüklenme ya da gen akışında kesintiye neden olabilecek uyumsal olmayan etkenler nedeniyle oluştuğunu söyleyebiliriz. Bu genetik farklılaşma aynı zamanda coğrafi uzaklıktaki artışa bağlı olarak kademeli olarak artan bir şekilde kendini gösterebilir. Bu durumda oluşan örüntü ise uzaklığa bağlı izolasyon (UBİ) olarak tanımlanır [179, 249, 250]. Bailey et al. [251]'in *A. simplex* türünde mtDNA COII, COIII ve mikrosatellit işaretleyicileri ile gerçekleştirdikleri bir çalışmada, bu türde UBİ örüntüsü olarak ölçülen genetik yapının farklı davranış biçimlerine sahip populasyonların dispersal özellikleri ile tutarlı bir yapı gösterdiğini rapor etmişlerdir. Bu türde dispersal yeteneği yüksek olan tekil populasyonlar, dispersal yeteneği düşük ve kümeli olarak yaşayan populasyonlara göre çok daha belirgin bir coğrafik-genetik yapılanma göstermektedir.

Isophya rizeensis'in yayılım alanı içerisinde gözlemlediğimiz farklılaşma örüntüsünün coğrafi uzaklığa bağlı olup olmadığının anlaşılması için

gerçekleştirilen Mantel testi sonucunda, bu genetik farklılaşmanın coğrafi uzaklık ile belirgin bağlantı göstermediği tespit edilmiştir ($p > 0,05$). Ancak Mantel testi sonucunda coğrafik ve genetik uzaklık arasında belirgin bir ilişkinin gözlenememesi nedeni, I. populasyonun örneklem büyüklüğünün düşük olması olabilir. I. populasyonun olmadığı Mantel sınavının sonucunda ise F_{st} değerleri ve coğrafik uzaklık arasında belirgin bir korelasyon ($p < 0,001$) gözlenmiş ve genetik farklılaşma örüntüsünün UBI örüntüsünden beklenen yapı ile uygunluk gösterdiği görülmüştür. İki sınav arasında farklılığı şu şekilde yorumlayabiliriz; I. populasyonun örneklem boyutu diğer populasyonlardan düşük olduğu için, coğrafi matrisin uç kısmında yer almakla birlikte, diğer populasyonlardan belirgin bir farklılaşma göstermemekte ve bu nedenle coğrafi uzaklık ve genetik uzaklık arasında herhangi bir doğrusal korelasyon gözlenememesine neden olmaktadır.

Alanlar arasındaki bu genetik farklılaşma nötral genetik çeşitliliğe bağlı olarak oluştuğundan, bu ayrışma genetik sürüklenme ya da alanlar arasındaki bireylerin dispersal yeteneğini azaltan bir süreç sonucu oluşmuş olabilir. Bu duruma karşın, göz önünde bulundurulması gereken başka bir durum, dizi analizine gönderilen örneklerin bir kısmında dizi okumalarının başarısız olması nedeni ile değerlendirilen lokasyonların (4 nokta) ve analiz edilen dizilerin örneklem büyüklüğünün göreceli olarak düşük olmasıdır. Özellikle örneklenen populasyonlarda en alçak noktadaki I. populasyona ait örneklem büyüklüğünün küçük olduğu görülmektedir ($n = 2$).

Sonuç olarak populasyonlar arası genetik farklılaşma ile ilgili olarak kurulan 5. hipoteze uygun bir örüntü tespit edilmemiştir. En alt noktada bulunan I. populasyon, diğer tüm populasyonlardan belirgin bir farklılaşma göstermemektedir. Bu durumun örneklem büyüklüğünden ileri geldiğini varsayarsak alçaktaki alanlar ile yüksekteki alanlar arasında bir genetik farklılaşma olduğunu söyleyebiliriz. Ancak bu durumda da, I. populasyonun dahil edilmediği analizlerde ortamdaki farklılaşmanın iki grup oluşturan bir izolasyona değil coğrafik uzaklığa bağlı olduğu sonucu çıkmaktadır. Sonuç olarak kurduğumuz son hipotezi reddetmek durumundayız. ***I. rizeensis türünde alçak alanlarda bulunan melanizmin yüksek olduğu populasyonlar ile yüksek alanlardaki daha düşük melanizm derecesine sahip populasyonlar nötral genetik çeşitlilik açısından iki ayrı gruba ayrılmamaktadır.***

Uzaklığa Bağlı İzolasyon örüntüsü, alansal genetik yapıyı oluşturan süreçlerin ortaya çıkarılmasında birincil öneme sahiptir ve bu nedenle bu tip çalışmalarda yaygın olarak kullanılmaktadır [172, 182]. UBI örüntüsünün genel olarak gen akışını engelleyen keskin bariyerlerin olmadığı bir yayılım alanı içerisinde coğrafi uzaklığa bağlı olarak olduğu öngörülür, ancak belirgin bir UBI örüntüsünün gözlemlenmesi her zaman gen frekanslarında keskin kopuşların olmadığı anlamına gelmeyebilir [252]. Örneğin Garnier et al. [182]'nin Güney Alpler'de dağılım gösteren brakipter alpin bir Coleoptera türü olan *Carabus solieri* için yaptıkları bir çalışmada, bu türün alt-populasyonlarının uzaklığa bağlı izolasyona uygun bir örüntü göstermesine rağmen, kümelenme analizi gen akışı bakımından birbirinden bariyerler ile ayrılan ve ayrıca renk polimorfizmi ile de uyum gösteren 3 ana grubun var olduğunu göstermiştir. Bir türün populasyonlarının genetik çeşitlilik örüntüsü, üç temel evrimsel etken tarafından belirlenir sürüklenme, göç (gen akışı) ve doğal seçilim [175, 253]. Nötral genetik çeşitlilik bu etkenlerden sürüklenme ve gen akışı üzerinde bilgilendirici olmasına karşın, doğal seçilimin etkisinden göreceli olarak uzak olduğu için uyumsal genetik varyasyonun doğrudan çalışılmasında yeterli değildir [163] ve adaptif genetik varyasyonun çalışılmasında kantitatif genetik yöntemlerin kullanılması elzemdir [254]. Uyumsal genetik varyasyon örüntüsünün çalışılmasında en yaygın kullanılan yöntemler laboratuvarda yetiştirilen soy hatlarında, kontrollü koşullar altındaki kantitatif özellik lokuslarının (QTL) çalışılmasını içermektedir. Renklenme gibi morfolojik karakterlerin büyük bir kısmının oluşumu birden çok gen bölgesi tarafından belirlenir [164]. Bu nedenle bu tip karakterlerin uyumsal genetik varyasyonunun çalışılmasında başvurulması gereken yöntem, populasyonlar arası incelenen morfolojik karakterin kalıtılabilirliğini (h^2) kullanarak Q_{st} (kantitatif karakterin populasyonlar arasında farklılaşma değeri) parametresinin hesaplanmasına dayanır [164]. Ayrıca kantitatif olarak kalıtılan morfolojik karakter farklılıklarının nötral genetik varyasyon örüntüsü ile karşılaştırılması incelenen morfolojik karakterin uyumsal temeli hakkında bilgi sağlayabilir [255]. Bu çalışma kapsamında renk morfolojisinin uyumsal genetik varyasyonu üzerine kantitatif genetik yöntemleri içeren çalışmalar yapılmamasına karşın, *I. rizeensis* 'in farklı yüksekliklerde bulunan populasyonları arasında coğrafi uzaklıktan kaynaklanan bir genetik farklılaşma olduğu gösterilmiştir. Geniş kapsamlı olmamakla birlikte bu çalışma içerisindeki populasyon genetiği verileri *I. rizeensis* için gerçekleştirilecek

uyumsal genetik varyasyon çalışmalarında alansal gen akışı ve göç oranları verileri, planlama ve analizlerde destekleyici nitelikte bilgi sağlayabilecek bir ön analiz niteliği taşımaktadır.

2.2.6. Sonuç

Bu çalışma kapsamında çalı çekirgesi *I. rizeensis* için yüksekliğe bağlı olarak, davranışsal sıcaklık düzenlemesi temelinde, genel bir sıcaklık biyolojisi yapısı ortaya konmuştur. Öncelikle, yüksekliğe bağlı olarak tercih edilen optimal sıcaklık bakımından bir farklılaşma gözlenmediği tespit edilmiştir. Renk bakımından polimorfizm gösteren bu türde renklenmenin uyumsal temelini araştırılması için, öncelikle renklenme ve sıcaklık uyumu arasındaki ilişkinin sınanması hedeflenmiştir. Hem doğal ortam koşullarında gerçekleştirilen sıcaklık düzenlemesi çalışmaları hem de kontrollü laboratuvar koşullarında gerçekleştirilen sıcaklık kapasitesi deneyleri, renklenme ve sıcaklık uyumu arasında belirgin bir bağlantının olmadığını işaret etmektedir. Böceklerde renklenme sıcaklık dışında, eşeysel seçim, kriptik renklenme, aposematizm de dahil çeşitli diğer uyumsal süreçlere bağlı olarak şekillenebilir [238, 256, 257]. *I. rizeensis*'de renklenmenin uyumsal temellerinin araştırılmasında bir sonraki basamak, renklenme ve predasyondan kaçınma arasındaki bağlantının incelenmesi olabilir. Çünkü bu türde melanizm derecesinin daha yüksek olduğu populasyonlar bitki örtüsünün daha uzun boylu otsu ve çalimsı formlardan oluştuğu alçak bölgelerde bulunmaktadır. Daha düşük melanizm derecesine sahip populasyonların ise bitki boylarının daha kısa olduğu sub-alpin alanlarda bulunması çarpıcıdır. Bu alanlarda yırtıcılar tarafından farkedilme olasılığı diğer alanlara göre daha yüksek olabileceği için, koyu renkli morflara karşı bir seçim olabilir. İkinci olarak Orthoptera türlerinde yaygın olarak çalışılan süreçlerden birisi de melanizm ve çeşitli fungal patojenlere karşı direnç arasındaki ilişkidir [45, 151, 258]. Sıcaklık gibi çevresel şartlara bağlı olarak çekirge populasyonları içerisindeki patojeniten kaynaklanan melanizm örüntüleri de değişim gösterebilir [45, 151]. Bu nedenle melanizm ve patojen direnci arasındaki ilişki de araştırılabilecek konular arasındadır.

Renklenmenin sıcaklık ile olan ilişkisinin incelenmesi dışında bu çalışmada üzerinde durulan bir başka konu ise yükseklik ve sıcaklık düzenlemesi arasındaki ilişkidir. Çalışma alanı içerisinde *I. rizeensis*, *Phonochorion uvarovi* ve *Poecilimon similis* gibi Barbitistini tribüsüne dahil ancak renklenme ve vücut büyüklüğü gibi

morfolojik 6zellikler bakımından farklılık g6steren alı ekirgesi t6rleri ile birarada bulunmaktadır. *I. rizeensis* dıřındaki bu t6rler iin de sıcaklık d6zenlemesi 6r6nt6lerinin ortaya ıkarılarak, morfolojik, fenolojik, filogenik ve alansal daėılım 6r6nt6leri ile eř g6d6ml6 olarak deėerlendirilmesi sonucunda Orthoptera (Tettigoniidae) ierisinde sıcaklık uyumunun t6rlerarası evrimi konusunda 6nemli sonulara ulařılabilir.

KAYNAKLAR

- [1] Huxley, J., Morphism and evolution, *Heredity*, 9(1), 1-53, **1955**
- [2] Gray, S.M.,McKinnon, J.S., Linking color polymorphism maintenance and speciation, *Trends in Ecology & Evolution*, 22(2), 71-79, **2007**
- [3] Oxford, G.S., Genetic drift within a protected polymorphism: enigmatic variation in color-morph frequencies in the candy-stripe spider, *Enoplognatha ovata*, *Evolution*, 59(10), 2170-2184, **2005**
- [4] Willmer, P., Stone, G.,Johnston, I., *Environmental physiology of animals*. Wiley-Blackwell, **2009**
- [5] Protas, M.E.,Patel, N.H., Evolution of coloration patterns, *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 24(1), 425-446, **2008**
- [6] Mundy, N., Coloration and the genetics of adaptation, *PLoS Biology*, 5(9), **2007**
- [7] Gates, D.M., *Biophysical ecology*. Dover Publications, **2003**
- [8] Johnston, I.A.,Bennett, A.F., *Animals and Temperature: Phenotypic And Evolutionary Adaptation*. Vol. 59. Cambridge Univ Pr, **1996**
- [9] Huey, R.B.,Bennett, A.F., Physiological adjustments to fluctuating thermal environments: an ecological and evolutionary perspective, *Stress proteins in biology and medicine*, 37-59, **1990**
- [10] Angilletta, M.J., Steury, T.D.,Sears, M.W., Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: fitting pieces of a life-history puzzle, *Integrative and Comparative Biology*, 44(6), 498-509, **2004**
- [11] Angilletta, M.J., *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford University Press, USA, **2009**
- [12] Hodkinson, I.D., Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude, *Biological Reviews*, 80(3), 489-513, **2005**
- [13] Haslett, J.R., Insect communities and the spatial complexity of mountain habitats, *Global Ecology and Biogeography Letters*, 6(1), 49-56, **1997**
- [14] Haslett, J.R., Mountain ecology: organism responses to environmental change, an introduction, *Global Ecology and Biogeography Letters*, 6(1), 3-6, **1997**
- [15] Hodkinson, I.D., Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude, *Biological Reviews*, 80(03), 489-513, **2005**
- [16] Saglam, I.K., Caglar, S.S., distribution and habitat characteristics of the colour polymorphic bush-cricket *Isophya rizeensis* Sevgili(Orthoptera:

- Tettigoniidae: Phaneropterinae) in Turkey, *Entomological news*, 116(5), 309-324, **2005**
- [17] Gangwere, S., Muralirangan, M., Muralirangan, M., *The bionomics of grasshoppers, katydids and their kin*. CAB international, **1997**
- [18] Bey-Bienko, G., Fauna of the USSR. *Zoological Institute of Akademii SSSR*, 59,1-375, **1954**
- [19] Karabag, T., The Orthoptera Fauna of Turkey. A synonymic and distributional catalogue of Turkish Orthoptera, *Ankara Üniv. Fakült. Yayinl., Urn. Si-Zool*, 4, **1958**
- [20] Heller, K.-G., Korsunovskaya, O., Ragge, D.R., Vedenina, V., Willemse, F., Zhantiev, R.D., Frantsevich, L., Check-list of European Orthoptera, *Articulata*, 7, 1-61, **1998**
- [21] Sevgili, H., Çıplak, B., Heller, K., Demirsoy, A., Morphology, bioacoustics and phylogeography of the *Isophya* Major Group (Orthoptera: Tettigoniidae: Phaneropterinae): A species complex occurring in Anatolia and Cyprus, *European Journal of Entomology*, 103, 657-671, **2006**
- [22] Sevgili, H., Heller, K.G., A New Species of the Genus *Isophya* Brunner von Wattenwyl from Turkey (Orthoptera, Tettigoniidae, Phaneropterinae), *Tijdschrift Voor Entomologie* 146, 39-44, **2003**
- [23] Sevgili, H., A new species of bushcricket (Orthoptera: Tettigoniidae) of the palaeartic genus *Isophya* (Phaneropterinae) from Turkey, *Entomological news*, 114(3), 129-137, **2003**
- [24] Çağlar, S.S., Karacaoğlu, Ç., Kuyucu, A.C., Sağlam, İ.K., Humidity and seasonality drives body size patterns in males of the bush cricket *Isophya rizeensis* Sevgili, 2003 (Orthoptera: Tettigoniidae: Phaneropterinae), *Insect Science*, baskıda, **2013**
- [25] Sağlam, İ.K., *Isophya rizeensis* Sevgili, 2004 (Orthoptera: Tettigoniidae)'de yüksekliğe bağlı ekolojik yayılış ve renk polimorfizmi üzerine araştırmalar, Yüksek lisans tezi, Hacettepe Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, Ankara, **2004**
- [26] Sağlam, İ.K., Çağlar, S.S., Local population size and dynamics of the color polymorphic bush cricket, *Isophya rizeensis* Sevgili, 2003 (Orthoptera: Tettigoniidae) within the Firtina Valley, *Turkish Journal of Zoology*, 31, 1-8, **2007**
- [27] Gwynne, D.T., *Katydid and bush-cricket: reproductive behavior and evolution of the Tettigoniidae*. Cornell University Press, **2001**
- [28] Brown, W.D., Wideman, J., Andrade, M.C.B., Mason, A.C., Gwynne, D.T., Female choice for an indicator of male size in the song of the black-horned tree cricket, *Oecanthus nigricornis* (Orthoptera: Gryllidae: Oecanthinae), *Evolution*, 50(6), 2400-2411, **1996**

- [29] Ferreira, M., Ferguson, J.W.H., Geographic variation in the calling song of the field cricket *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera: Gryllidae) and its relevance to mate recognition and mate choice, *Journal of Zoology*, 257(2), 163-170, **2002**
- [30] Lehmann, G.C., Lehmann, A., Bushcricket song as a clue for spermatophore size?, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(4), 569-578, **2008**
- [31] Kalmring, K., Hoffmann, E., Jatho, M., Sickmann, T., Grossbach, M., The auditory-vibratory sensory system of the bushcricket *Polysarcus denticauda* (Phaneropterinae, Tettigoniidae) II. Physiology of receptor cells, *Journal of Experimental Zoology*, 276(5), 315-329, **1996**
- [32] Saglam, I., Caglar, S., distribution and habitat characteristics of the color polymorphic bush-cricket *Isophya rizeensis* Sevgili (Orthoptera: Tettigoniidae: Phaneropterinae) in Turkey, *Entomological news*, 116(5), 309-324, **2005**
- [33] Lactin, D.J., Johnson, D.L., Convective heat loss and change in body temperature of grasshopper and locust nymphs: relative importance of wind speed, insect size and insect orientation, *Journal of Thermal Biology*, 23(1), 5-13, **1998**
- [34] Lactin, D.J., Johnson, D.L., Environmental, physical, and behavioural determinants of body temperature in grasshopper nymphs (Orthoptera: Acrididae), *The Canadian Entomologist*, 130(5), 551-577, **1998**
- [35] Forsman, A. Thermal capacity of different colour morphs in the pygmy grasshopper *Tetrix subulata*., *Annales Zoologici Fennici*, **1997**
- [36] Forsman, A., Karlsson, M., Wennersten, L., Johansson, J., Karpestam, E., Rapid evolution of fire melanism in replicated populations of pygmy grasshoppers, *Evolution*, 65(9), 2530-2540, **2011**
- [37] Forsman, A., Ringblom, K., Civantos, E., Ahnesjö, J., Coevolution of color pattern and thermoregulatory behavior in polymorphic pygmy grasshopper *Tetrix undulata*, *Evolution*, 56(2), 349-360, **2002**
- [38] Castner, J.L., Nickle, D.A., Intraspecific color polymorphism in leaf-mimicking katydids (Orthoptera: Tettigoniidae: Pseudophyllinae: Pterochrozini), *Journal of Orthoptera Research*, (4), 99-103, **1995**
- [39] Civantos, E., Ahnesjö, J., Forsman, A., Martin, J., Lopez, P., Indirect effects of prey coloration on predation risk: pygmy grasshoppers versus lizards, *Evolutionary Ecology Research*, 6(2), 201-213, **2004**
- [40] Ahnesjö, J., Forsman, A., Differential habitat selection by pygmy grasshopper color morphs; interactive effects of temperature and predator avoidance, *Evolutionary Ecology*, 20(3), 235-257, **2006**

- [41] Carruthers, R.I., Larkin, T.S., Firstencel, H., Feng, Z., Influence of thermal ecology on the mycosis of a rangeland grasshopper, *Ecology*, 73(1), 190-204, **1992**
- [42] Civantos, E., Ahnesjo, J., Forsman, A., Immune function, parasitization and extended phenotypes in colour polymorphic pygmy grasshoppers, *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(3), 373-384, **2005**
- [43] Berggren, Å., Testing the effect of individual color morphology on immune response in bush-crickets, *Insect Science*, 17(5), 400-405, **2010**
- [44] Bailey, N.W., A test of the relationship between cuticular melanism and immune function in wild-caught Mormon crickets, *Physiological Entomology*, 36(2), 155-164, **2011**
- [45] Fedorka, K., Lee, V., Winterhalter, W., Thermal environment shapes cuticle melanism and melanin-based immunity in the ground cricket *Allonemobius socius*, *Evolutionary Ecology*, 27(3), 521-531, **2013**
- [46] Huey, R.B., Stevenson, R.D., Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches, *American Zoologist*, 19(1), 357-366, **1979**
- [47] Angilletta, M.J., Niewiarowski, P.H., Navas, C.A., The evolution of thermal physiology in ectotherms, *Journal of Thermal Biology*, 27(4), 249-268, **2002**
- [48] Savage, V.M., Gillooly, J.F., Brown, J.H., West, G.B., Charnov, L., Effects of body size and temperature on population growth, *The American Naturalist*, 163(3), 429-441, **2004**
- [49] Wiens, J.H., Graham, C.H., Moen, D.S., Smith, S.A., Reeder, T.W., Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity, *The American Naturalist*, 168(5), 579-596, **2006**
- [50] Haynie, D.T., *Biological Thermodynamics*. Cambridge University Press, **2001**
- [51] Smalas, A., Leiros, H., Os, V., Willassen, N., Cold adapted enzymes, *Biotechnology annual review*, 6, 1, **2000**
- [52] Somero, G.N., Proteins and temperature, *Annual Review of Physiology*, 57(1), 43-68, **1995**
- [53] Samietz, J., Salser, M.A., Dingle, H., Altitudinal variation in behavioural thermoregulation: local adaptation vs. plasticity in California grasshoppers, *Journal of Evolutionary Biology*, 18(4), 1087-1096, **2005**
- [54] Nylin, S., Gotthard, K., Plasticity in life-history Traits, *Annual Review of Entomology*, 43(1), 63-83, **1998**

- [55] Steigenga, M.J., Fischer, K., Fitness consequences of variation in developmental temperature in a butterfly, *Journal of Thermal Biology*, 34(5), 244-249, **2009**
- [56] Chown, S.L., Gaston, K.J., body size variation in insects: a macroecological perspective, *Biological Reviews*, 85(1), 139-169, **2010**
- [57] Chown, S., Nicolson, S.W., *Insect Physiological Ecology: Mechanisms and Patterns*. Oxford University Press, USA, **2004**
- [58] MacArthur, R.H., *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Princeton University Press, **1972**
- [59] Körner, C., *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems; with 47 Tables*. Springer Verlag, **2003**
- [60] Dillon, M.E., Into thin air: Physiology and evolution of alpine insects, *Integrative and Comparative Biology*, 46(1), 49-61, **2006**
- [61] Peterson, M.A., Phenological isolation, gene flow and developmental differences among low and high elevation populations of *Euphilotes enoptes* (Lepidoptera: Lycaenidae), *Evolution*, 49(3), 446-455, **1995**
- [62] Chown, S.L., Klok, C.J., Altitudinal body size clines: latitudinal effects associated with changing seasonality, *Ecography*, 26(4), 445-455, **2003**
- [63] Digby, P.S.B., Factors affecting the temperature excess of insects in sunshine, *Journal of Experimental Biology*, 32(2), 279, **1955**
- [64] Roland, J., Melanism and diel activity of alpine *Colias* (Lepidoptera: Pieridae), *Oecologia*, 53(2), 214-221, **1982**
- [65] King, T.M., Wallis, G.P., Hamilton, S.A., Fraser, J.R., Identification of a hybrid zone between distinctive colour variants of the alpine weta *Hemideina Maori* (Orthoptera: Stenopelmatidae) on the rock and pillar range, southern New Zealand, *Molecular Ecology*, 5(4), 583-587, **1996**
- [66] King, T., Kennedy, M., Wallis, G., Phylogeographic genetic analysis of the alpine weta, *Hemideina maori*: evolution of a colour polymorphism and origins of a hybrid zone, *Journal-Royal Society of New Zealand*, 33(4), 715-729, **2003**
- [67] Mousseau, T.A., Roff, D.A., Adaptation to seasonality in a cricket: patterns of phenotypic and genotypic variation in body size and diapause expression along a cline in season length, *Evolution*, 43(7), 1483-1496, **1989**
- [68] Hawkins, B.A., Lawton, J.H., Latitudinal gradients in butterfly body sizes: is there a general pattern?, *Oecologia*, 102(1), 31-36, **1995**

- [69] Atkinson, D., Sibly, R.M., Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle, *Trends in Ecology & Evolution*, 12(6), 235-239, **1997**
- [70] Winterhalter, W.E., Mousseau, T.A., The Strength of temperature-mediated selection on body size in a wild insect population, *Journal of Orthoptera Research*, 17(2), 347-351, **2008**
- [71] Ashby, P.D., Conservation of Mass Specific Metabolic Rate among High and Low Elevation Populations of the Acridid Grasshopper *Xanthippus corallipes*, *Physiological Zoology*, 70(6), 701-711, **1997**
- [72] Addo-Bediako, A., Chown, S.L., Gaston, K.J., Metabolic cold adaptation in insects: a large-scale perspective, *Functional Ecology*, 16(3), 332-338, **2002**
- [73] Nespolo, R., Lardies, M., Bozinovic, F., Intrapopulation variation in the standard metabolic rate of insects: repeatability, thermal dependence and sensitivity (Q₁₀) of oxygen consumption in a cricket, *Journal of Experimental Biology*, 206(23), 4309-4315, **2003**
- [74] Fielding, D.J., Defoliart, L.S., Density and temperature-dependent melanization of fifth-instar *Melanoplus sanguinipes*: interpopulation comparisons, *Journal of Orthoptera Research*, 14(1), 107-113, **2005**
- [75] Fielding, D.J., DeFoliart, L.S., Relationship of metabolic rate to body size in Orthoptera, *Journal of Orthoptera Research*, 17(2), 301-306, **2008**
- [76] Margraf, N., Gotthard, K., Rahier, M., The growth strategy of an alpine beetle: maximization or individual growth adjustment in relation to seasonal time horizons?, *Functional Ecology*, 17(5), 605-610, **2003**
- [77] Fielding, D.J., Defoliart, L.S., Growth, development, and nutritional physiology of grasshoppers from subarctic and temperate regions, **2007**
- [78] Arendt, J.D., Size-fecundity relationships, growth trajectories, and the temperature-size rule for ectotherms, *Evolution*, 65(1), 43-51, **2011**
- [79] Bowler, K., Acclimation, heat shock and hardening, *Journal of Thermal Biology*, 30(2), 125-130, **2005**
- [80] Lagerspetz, K.Y.H., What is thermal acclimation?, *Journal of Thermal Biology*, 31(4), 332-336, **2006**
- [81] Das, A.B., Prosser, C.L., Biochemical changes in tissues of goldfish acclimated to high and low temperatures. protein synthesis, *Comparative Biochemistry and Physiology*, 21(3), 449-467, **1967**
- [82] Loeschcke, V., Sørensen, J., Acclimation, heat shock and hardening, a response from evolutionary biology, *Journal of Thermal Biology*, 30(3), 255-257, **2005**

- [83] Sinclair, B.J., Roberts, S.P., Acclimation, shock and hardening in the cold, *Journal of Thermal Biology*, 30(8), 557-562, **2005**
- [84] Hoffmann, A.A., Sørensen, J.G., Loeschcke, V., adaptation of *Drosophila* to temperature extremes: bringing together quantitative and molecular approaches, *Journal of Thermal Biology*, 28(3), 175-216, **2003**
- [85] Belén Arias, M., Josefina Poupin, M., Lardies, M.A., Plasticity of life-cycle, physiological thermal traits And Hsp70 gene expression in an insect along the ontogeny: effect of temperature variability, *Journal of Thermal Biology*, 36(6), 355-362, **2011**
- [86] Sinclair, B.J., Vernon, P., Jaco Klok, C., Chown, S.L., Insects at Low Temperatures: an ecological perspective, *Trends in Ecology and Evolution*, 18(5), 257-262, **2003**
- [87] Huey, R., Berrigan, D., Testing evolutionary hypotheses of acclimation, *Animals and temperature: Phenotypic and Evolutionary Adaptation*, 205-237, **1996**
- [88] Adolph, S.C., Porter, W.P., Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity, *Oikos*, 77(2), 267-278, **1996**
- [89] Arnett, A.E., Gotelli, N.J., Geographic variation in life-history traits of the ant lion, *Myrmeleon immaculatus*: evolutionary implications of Bergmann's rule, *Evolution*, 53(4), 1180-1188, **1999**
- [90] Kingsolver, J., Huey, R., Size, temperature, and fitness: three rules, *Evolutionary Ecology Research*, 10(2), 251-268, **2008**
- [91] Neill, K.M., Streett, D., Neill, R.P., Scavenging behavior of grasshoppers (Orthoptera: acrididae): feeding and thermal responses to newly available resources, *Environmental Entomology*, 23(5), 1260-1268, **1994**
- [92] Lachenicht, M.W., Clusella-Trullas, S., Boardman, L., Le Roux, C., Terblanche, J.S., Effects of acclimation temperature on thermal tolerance, locomotion performance and respiratory metabolism in *Acheta domesticus* L. (Orthoptera: Gryllidae), *Journal of Insect Physiology*, 56(7), 822-830, **2010**
- [93] Casey, T.M., Thermoregulation and heat exchange. *Advances in Insect Physiology*, (eds. P.D. Evans, P.D., Wigglesworth, V.B.). Academic Press, 119-146. **1988**
- [94] Heinrich, B., *the Hot-blooded Insects: Strategies and Mechanisms of Thermoregulation*. Harvard University Press, **1993**
- [95] Clusella Trullas, S., Terblanche, J., Van Wyk, J., Spotila, J., Low repeatability of preferred body temperature in four species of cordylid lizards: temporal variation and implications for adaptive significance, *Evolutionary Ecology*, 21(1), 63-79, **2007**

- [96] Dillon, M.E., Wang, G., Garrity, P.A., Huey, R.B., Thermal preference in drosophila, *Journal of Thermal Biology*, 34(3), 109-119, **2009**
- [97] Forsman, A., Clutch size versus clutch interval: life history strategies in the colour-polymorphic pygmy grasshopper *Tetrix subulata*, *Oecologia*, 129(3), 357-366, **2001**
- [98] Fischer, K., Brakefield, P.M., Zwaan, B.J., Plasticity in butterfly egg size: why larger offspring at lower temperatures?, *Ecology*, 84(12), 3138-3147, **2003**
- [99] Lactin, D.J., Johnson, D.L., Behavioural optimization of body temperature by nymphal grasshoppers (*Melanoplus sanguinipes*, Orthoptera: Acrididae) in temperature gradients established using incandescent bulbs, *Journal of Thermal Biology*, 21(4), 231-238, **1996**
- [100] Kemp, D.J., Krockenberger, A.K., Behavioural thermoregulation in butterflies: the interacting effects of body size and basking posture in *Hypolimnys bolina* (L.) (Lepidoptera : Nymphalidae), *Australian Journal of Zoology*, 52(3), 229-239, **2004**
- [101] Dillon, M.E., Liu, R., Wang, G., Huey, R.B., Disentangling thermal preference and the thermal dependence of movement in ectotherms, *Journal of Thermal Biology*, 37(8), 631-639, **2012**
- [102] Punzalan, D., Rodd, F.H., Rowe, L., Sexual selection mediated by the thermoregulatory effects of male colour pattern in the ambush bug, *Phymata americana*, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1634), 483-492, **2008**
- [103] Bakken, G.S., Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology, *American Zoologist*, 32(2), 194-216, **1992**
- [104] Dzialowski, E.M., Use of Operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology, *Journal of Thermal Biology*, 30(4), 317-334, **2005**
- [105] Bakken, G., Gates, D., Heat-Transfer analysis of animals: some implications for field ecology, physiology, and evolution, *Perspectives of Biophysical Ecology*, (eds. D. Gates, R. Schmerl), Springer Berlin Heidelberg, 255-290. **1975**
- [106] Bakken, G.S., A heat transfer analysis of animals: unifying concepts and the application of metabolism chamber data to field ecology, *Journal of Theoretical Biology*, 60(2), 337-384, **1976**
- [107] Christian, K.A., Bedford, G., Green, B., Schultz, T., Newgrain, K., Energetics and water flux of the marbled velvet gecko (*Oedura marmorata*) in Tropical and Temperate Habitats, *Oecologia*, 116(3), 336-342, **1998**

- [108] Heath, J.E., Reptilian thermoregulation: evaluation of field studies, *Science*, 146(3645), 784-785, **1964**
- [109] Heinrich, B., Mechanisms of body-temperature regulation in honeybees, *Apis mellifera*: I. regulation of head temperature, *The Journal of Experimental Biology*, 85(1), 61-72, **1980**
- [110] Angilletta, M.J., Thermal and physiological constraints on energy assimilation in a widespread lizard (*Sceloporus undulatus*), *Ecology*, 82(11), 3044-3056, **2001**
- [111] Danks, H.V., Seasonal adaptations in arctic insects, *Integrative and Comparative Biology*, 44(2), 85-94, **2004**
- [112] Danks, H.V., The Elements of seasonal adaptations in insects, *The Canadian Entomologist*, 139(1), 1-44, **2007**
- [113] Buse, A., Hadley, D., Sparks, T., Arthropod distribution on an alpine elevational gradient: the relationship with preferred temperature and cold tolerance, *European Journal of Entomology*, 98, 301-309, **2001**
- [114] Clusella-Trullas, S., Wyk, J.H., Spotila, J.R., Thermal benefits of melanism in cordylid lizards: a theoretical and field test, *Ecology*, 90(8), 2297-2312, **2009**
- [115] Hertz, P.E., Huey, R.B., Stevenson, R.D., Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question, *The American Naturalist*, 142(5), 796-818, **1993**
- [116] Whitman, D.W., The significance of body size in the orthoptera: a review, *Journal of Orthoptera Research*, 17(2), 117-134, **2008**
- [117] Lighton, J.R.B., Quinlan, M.C., Jr., D.H.F., Is bigger better? water balance in the polymorphic desert harvester ant *Messor pergandei*, *Physiological Entomology*, 19(4), 325-334, **1994**
- [118] Van der Have, T., De Jong, G., Adult size in ectotherms: temperature effects on growth and differentiation, *Slaves to the Eyring Equation?*, 183, 7, **1996**
- [119] Berrigan, D., Charnov, E.L., Reaction norms for age and size at maturity in response to temperature: a puzzle for life historians, *Oikos*, 70(3), 474-478, **1994**
- [120] Angilletta, M.J., Jr., Dunham, A.E., The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general, *The American Naturalist*, 162(3), 332-342, **2003**
- [121] Masaki, S., Geographic variation and climatic adaptation in a field cricket (Orthoptera: Gryllidae), *Evolution*, 21(4), 725-741, **1967**

- [122] Masaki, S., Walker, T.J., Cricket Life Cycles, *Evolutionary Biology*, 21(4), 349-423, **1987**
- [123] Mousseau, T.A., Ectotherms Follow the converse to bergmann's rule, *Evolution*, 51(2), 630-632, **1997**
- [124] Bidau, C.J.,Martí, D.A., *Dichroplus vittatus* (Orthoptera: Acrididae) follows the converse to bergmann's rule although male morphological variability increases with latitude, *Bulletin of Entomological Research*, 97(01), 69-79, **2007**
- [125] Atkinson, D., Morley, S.A., Hughes, R.N., From cells to colonies: at what levels of body organization does the 'temperature-size rule' apply?, *Evolution & Development*, 8(2), 202-214, **2006**
- [126] Arendt, J., Ecological correlates of body size in relation to cell size and cell number: patterns in flies, fish, fruits and foliage, *Biological Reviews*, 82(2), 241-256, **2007**
- [127] Karl, I.,Fischer, K., Why get big in the cold? Towards a solution to a life-history puzzle, *Oecologia*, 155(2), 215-225, **2008**
- [128] Zuo, W., Moses, M.E., West, G.B., Hou, C.,Brown, J.H., A General model for effects of temperature on ectotherm ontogenetic growth and development, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **2011**
- [129] Berner, D.,Blanckenhorn, W.U., Grasshopper ontogeny in relation to time constraints: adaptive divergence and stasis, *Journal of Animal Ecology*, 75(1), 130-139, **2006**
- [130] Roff, Mousseau, Does natural selection alter genetic architecture? an evaluation of quantitative genetic variation among populations of *Allonemobius socius* and *A. fasciatus*, *Journal of Evolutionary Biology*, 12(2), 361-369, **1999**
- [131] True, J.R., Insect melanism: the molecules matter, *Trends in Ecology & Evolution*, 18(12), 640-647, **2003**
- [132] Bishop, J.A., Cook, L.M., Muggleton, J., Polymorphisms for melanism, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 281(985), 489-515, **1978**
- [133] Wittkopp, P.J.,Beldade, P., Development and evolution of insect pigmentation: genetic mechanisms and the potential consequences of pleiotropy, *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 20(1), 65-71, **2009**
- [134] Wittkopp, P.J., Carroll, S.B.,Kopp, A., Evolution in black and white: genetic control of pigment patterns in drosophila, *Trends in Genetics*, 19(9), 495-504, **2003**

- [135] Nijhout, H.F., Molecular and physiological basis of colour pattern formation, *Advances in Insect Physiology*, (eds. C. Jerome and J.S. Stephen). Academic Press, 219-265. **2010**
- [136] Simpson, S.J., Miller, G.A., Maternal effects on phase characteristics in the desert locust, *Schistocerca gregaria*: a review of current understanding, *Journal of Insect Physiology*, 53(9), 869-876, **2007**
- [137] Solensky, M.J., Larkin, E., Temperature-induced variation in larval coloration in *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae), *Annals of the Entomological Society of America*, 96(3), 211-216, **2003**
- [138] Leo Lester, R., Grach, C., Paul Pender, M., Simpson, S.J., Stimuli inducing gregarious coloration and behaviour in nymphs of *Schistocerca gregaria*, *Journal of Insect Physiology*, 51(7), 737-747, **2005**
- [139] Hazel, W.N., The environmental and genetic control of seasonal polyphenism in larval color and its adaptive significance in a swallowtail butterfly, *Evolution*, 56(2), 342-348, **2002**
- [140] Clusella Trullas, S., van Wyk, J.H., Spotila, J.R., Thermal melanism in ectotherms, *Journal of Thermal Biology*, 32(5), 235-245, **2007**
- [141] Karlsson, M., Forsman, A., Is melanism in pygmy grasshoppers induced by crowding?, *Evolutionary Ecology*, 24(5), 975-983, **2010**
- [142] Forsman, A., Rethinking the thermal melanism hypothesis: rearing temperature and coloration in pygmy grasshoppers, *Evolutionary Ecology*, 1-11, **2011**
- [143] Clusella-Trullas, S., Terblanche, J.S., Blackburn, T.M., Chown, S.L., Testing the thermal melanism hypothesis: a macrophysiological approach, *Functional Ecology*, 22, 232-238, **2008**
- [144] Scheil, A.E., Gärtner, U., Köhler, H.-R., Colour polymorphism and thermal capacities in *Theba pisana* (O.F. Müller 1774), *Journal of Thermal Biology*, 37(6), 462-467, **2012**
- [145] Harris, A.C., Cryptic Colouration and melanism in the sand-burrowing beetle *Chaerodes trachyscelides* (Coleoptera: Tenebrionidae), *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 18(3), 333-339, **1988**
- [146] Bond, A.B., The Evolution of color polymorphism: crypticity, searching images, and apostatic selection, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38(1), 489-514, **2007**
- [147] Bond, A.B., Kamil, A.C., Spatial heterogeneity, predator cognition, and the evolution of color polymorphism in virtual prey, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(9), 3214-3219, **2006**

- [148] Sillen-Tullberg, B., Bryant, E.H., The evolution of aposematic coloration in distasteful prey: an individual selection model, *Evolution*, 37(5), 993-1000, **1983**
- [149] Ruxton, G.D., Sherratt, T.N., Speed, M.P., *Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals, and mimicry*. Vol. 249. Oxford University Press Oxford, **2004**
- [150] Strathdee, A.T., Bale, J.S., Life On the Edge: Insect ecology in arctic environments, *Annual Review of Entomology*, 43(1), 85-106, **1998**
- [151] Wilson, K., Cotter, S.C., Reeson, A.F., Pell, J.K., Melanism and disease resistance in insects, *Ecology Letters*, 4(6), 637-649, **2001**
- [152] O'Donald, P., Majerus, M.E.N., Sexual selection and the evolution of preferential mating in ladybirds I. selection for high and low lines of female preference, *Heredity*, 55(3), 401-412, **1985**
- [153] Jong, P., Gussekloo, S., Brakefield, P., Differences in thermal balance, body temperature and activity between non-melanic and melanic two-spot ladybird beetles (*Adalia bipunctata*) under controlled conditions, *J Exp Biol*, 199(12), 2655-2666, **1996**
- [154] Stevenson, R.D., Body size and limits to the daily range of body temperature in terrestrial ectotherms, *The American Naturalist*, 125(1), 102-117, **1985**
- [155] Davis, A.K., Farrey, B.D., Altizer, S., Variation in thermally induced melanism in monarch butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) from three North American Populations, *Journal of Thermal Biology*, 30(5), 410-421, **2005**
- [156] Harris, R., McQuillan, P., Hughes, L., patterns in body size and melanism along a latitudinal cline in the wingless grasshopper, *Phaulacridium vittatum*, *Journal of Biogeography*, 39(8), 1450-1461, **2012**
- [157] Saglam, I.K., *Phonochorion uvarovi*, 1916 (Orthoptera: Tettigoniidae) cinsinde türleşme ve filocoğrafya, Doktora Tezi, Hacettepe Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, **2010**
- [158] Svensson, E., Abbott, J., Evolutionary dynamics and population biology of a polymorphic insect, *Journal of Evolutionary Biology*, 18(6), 1503-1514, **2005**
- [159] Dieckmann, U., Doebeli, M., On the origin of species by sympatric speciation, *Nature*, 400(6742), 354-357, **1999**
- [160] Higashi, M., Takimoto, G., Yamamura, N., Sympatric speciation by sexual selection, *Nature*, 402(6761), 523-526, **1999**

- [161] Takimoto, G., Higashi, M., Yamamura, N., A Deterministic genetic model for sympatric speciation by sexual selection, *Evolution*, 54(6), 1870-1881, **2000**
- [162] Kimura, M., *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press, **1985**
- [163] Holderegger, R., Kamm, U., Gugerli, F., Adaptive vs. neutral genetic diversity: implications for landscape genetics, *Landscape Ecology*, 21(6), 797-807, **2006**
- [164] Conner, J.K., Hartl, D.L., *A primer of ecological genetics*. Sinauer Associates Incorporated, **2004**
- [165] Vandergast, A., Lewallen, E., Deas, J., Bohonak, A., Weissman, D., Fisher, R., Loss of genetic connectivity and diversity in urban microreserves in a southern california endemic jerusalem cricket (orthoptera: Stenopelmatidae: *Stenopelmatus* n. Sp. "Santa Monica"), *Journal of Insect Conservation*, 13(3), 329-345, **2009**
- [166] Vandergast, A.G., Bohonak, A.J., Weissman, D.B., Fisher, R.N., Understanding the genetic effects of recent habitat fragmentation in the context of evolutionary history: phylogeography and landscape genetics of a southern california endemic jerusalem cricket (Orthoptera: Stenopelmatidae: *Stenopelmatus*), *Molecular Ecology*, 16(5), 977-992, **2007**
- [167] Hartl, D.L., Clark, A.G., *Principles of population genetics*. Vol. 116. Sinauer associates Sunderland, **1997**
- [168] Wright, S., The Genetical Structure of Populations, *Annals of Eugenics*, 15(1), 323-354, **1949**
- [169] Nei, M., Chesser, R.K., Estimation of fixation indices and gene diversities, *Annals of Human Genetics*, 47(3), 253-259, **1983**
- [170] Slatkin, M., Gene flow and the geographic structure of natural populations, *Science*, 236(4803), 787, **1987**
- [171] Hudson, R., Slatkin, M., Maddison, W., Estimation of levels of gene flow from DNA Sequence Data, *Genetics*, 132(2), 583, **1992**
- [172] Watts, P., Rouquette, P., Saccheri, I., Kemp, S., Thompson, D., molecular and ecological evidence for small-scale isolation by distance in an endangered damselfly, *Coenagrion mercuriale*, *Molecular Ecology*, 13(10), 2931-2945, **2004**
- [173] Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A., Nichols, J., *Dispersal*. Oxford, **2001**
- [174] Larson, A., Wake, D.B., Yanev, K.P., Measuring gene flow among populations having high levels of genetic fragmentation, *Genetics*, 106(2), 293-308, **1984**

- [175] Slatkin, M., Gene Flow in Natural Populations, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 393-430, **1985**
- [176] Diekötter, T., Baveco, H., Arens, P., Rothenbühler, C., Billeter, R., Csencsics, D., Filippi, R., Hendricks, F., Speelmans, M., Opdam, P., Smulders, M.M., Patterns of habitat occupancy, genetic variation and predicted movement of a flightless bush cricket, *Pholidoptera griseoaptera*, in an agricultural mosaic landscape, *Landscape Ecology*, 25(3), 449-461, **2010**
- [177] Reed, D.H., Bryant, E.H., Experimental tests of minimum viable population size, *Animal Conservation*, 3(01), 7-14, **2000**
- [178] Lenormand, T., Gene Flow and the limits to natural selection, *Trends in Ecology and Evolution*, 17(4), 183-189, **2002**
- [179] Wright, S., Isolation by Distance, *Genetics*, 28(2), 114-138, **1943**
- [180] Slatkin, M., Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations, *Evolution*, 47(1), 264-279, **1993**
- [181] Rousset, F., Genetic Differentiation and Estimation of Gene Flow from F-Statistics Under Isolation by Distance, *Genetics*, 145(4), 1219, **1997**
- [182] Garnier, S., Alibert, P., Audiot, P., Prieur, B., Rasplus, J., Isolation by distance and sharp discontinuities in gene frequencies: implications for the phylogeography of an alpine insect species, *Carabus solieri*, *Molecular Ecology*, 13(7), 1883-1897, **2004**
- [183] Coutant, C., Thermal Preference: When does an asset become a liability?, *Environmental Biology of Fishes*, 18(3), 161-172, **1987**
- [184] Kelsch, S.W., Neill, W.H., Temperature preference versus acclimation in fishes: selection for changing metabolic optima, *Transactions of the American Fisheries Society*, 119(4), 601-610, **1990**
- [185] Freidenburg, L.K., Skelly, D.K., Microgeographical variation in thermal preference by an amphibian, *Ecology Letters*, 7(5), 369-373, **2004**
- [186] Futuyma, D.J., *Evolutionary biology*, 3rd ed. Sinauer Sunderland, MA, **1998**
- [187] Watt, W.B., Adaptive significance of pigment polymorphisms in *Colias* Butterflies. I. variation of melanin pigment in relation to thermoregulation, *Evolution*, 22(3), 437-458, **1968**
- [188] Gross, J., Schmolz, E., Hilker, M., Thermal adaptations of the leaf beetle *Chrysomela lapponica* (Coleoptera: Chrysomelidae) to different climates of central and northern Europe, *Environmental Entomology*, 33(4), 799-806, **2004**

- [189] Tanaka, K., Thermal aspects of melanistic and striped morphs of the snake *Elaphe quadrivirgata*, *Zoological Science*, 22(11), 1173-1179, **2005**
- [190] Akman, Y., Ketenoğlu, O., Kurt, F., *Vejetasyon Ekolojisi ve Araştırma Metodları*. Palme Yayıncılık, **2011**
- [191] Sanborn, A.F., Thermoregulation and endothermy in the large western cicada *Tibicen cultriformis* (hemiptera: cicadidae), *Journal of Thermal Biology*, 29(2), 97-101, **2004**
- [192] Sanborn, A.F., Noriega, F.G., Phillips, P.K., Thermoregulation in the cicada *Platypedia putnami* variety *lutea* (Homoptera: Tibicinidae) with a test of a crepitation hypothesis, *Journal of Thermal Biology*, 27(5), 365-369, **2002**
- [193] Sakaluk, S.K., Eggert, A.K., Coping with the cold: temperature and mating activity of male sagebrush crickets *Cyphoderris strepitans* (Orthoptera: Haglidae), *Physiological Entomology*, 34(3), 251-255, **2009**
- [194] Rasband, W., ImageJ: Image processing and analysis in Java, *Astrophysics Source Code Library*, 1, 06013, **2012**
- [195] Ethier, J., Despland, E., Effects of polymorphic melanism and larval diet on life history traits of *Malacosoma disstria* moths, *Journal of Insect Physiology*, 58(1), 67-74, **2012**
- [196] Zhang, D.X., Hewitt, G.M., Assessment of the universality and utility of a set of conserved mitochondrial COI primers in insects, *Insect Molecular Biology*, 6(2), 143-150, **1997**
- [197] Hall, T., BioEdit version 7.0., www.mbio.ncsu.edu/BioEdit/bioedit.html, **2013**
- [198] Larkin, M., Blackshields, G., Brown, N., Chenna, R., McGettigan, P., McWilliam, H., Valentin, F., Wallace, I., Wilm, A., Lopez, R., Clustal W and Clustal X version 2.0, *Bioinformatics*, 23(21), 2947-2948, **2007**
- [199] Librado, P., Rozas, J., DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data, *Bioinformatics*, 25(11), 1451-1452, **2009**
- [200] Tajima, F., Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations, *Genetics*, 105(2), 437-460, **1983**
- [201] Watterson, G.A., on the number of segregating sites in genetical models without recombination, *Theoretical Population Biology*, 7(2), 256-276, **1975**
- [202] Tajima, F., Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism, *Genetics*, 123(3), 585-95, **1989**
- [203] Fu, Y.X., statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection, *Genetics*, 147(2), 915-925, **1997**

- [204] Excoffier, L., Lischer, H.E., Arlequin Suite Ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows, *Molecular ecology resources*, 10(3), 564-567, **2010**
- [205] Bohonak, A.J., IBD (Isolation by Distance): A program for analyses of isolation by distance, *Journal of Heredity*, 93(2), 153-154, **2002**
- [206] Excoffier, L., Foll, M., Petit, R.J., Genetic consequences of range expansions, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 481-501, **2009**
- [207] Harpending, H., signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA mismatch distribution, *Human Biology*, 591-600, **1994**
- [208] Valdecantos, S., Martínez, V., Lobo, F., Cruz, F.B., Thermal biology of *Liolaemus* lizards from the high Andes: being efficient despite adversity, *Journal of Thermal Biology*, 38(3), 126-134, **2013**
- [209] Tanaka, K., Some like it cool? Intermorph comparison of preferred body temperature in a colour-dimorphic snake, *Animal Biology*, 59(1), 31-39, **2009**
- [210] Forsman, A., Some like it hot: intra-population variation in behavioral thermoregulation in color-polymorphic pygmy grasshoppers, *Evolutionary Ecology*, 14(1), 25-38, **2000**
- [211] Gilchrist, G.W., Specialists and generalists in changing environments. I. fitness landscapes of thermal sensitivity, *The American Naturalist*, 146(2), 252-270, **1995**
- [212] Vannote, R.L., Sweeney, B.W., Geographic analysis of thermal equilibria: a conceptual model for evaluating the effect of natural and modified thermal regimes on aquatic insect communities, *The American Naturalist*, 115(5), 667-695, **1980**
- [213] Blanckenhorn, W.U., Hellriegel, B., Against bergmann's rule: fly sperm size increases with temperature, *Ecology Letters*, 5(1), 7-10, **2002**
- [214] Lindstedt, C., Lindström, L., Mappes, J., Thermoregulation constrains effective warning signal expression, *Evolution*, 63(2), 469-478, **2009**
- [215] Gwynne, D.T., Courtship feeding and the fitness of female katydids (Orthoptera: Tettigoniidae), *Evolution*, 42(3), 545-555, **1988**
- [216] Gwynne, D.T., Testing parental investment and the control of sexual selection in katydids: the operational sex ratio, *The American Naturalist*, 136(4), 474-484, **1990**
- [217] Bailey, W., Withers, P., Endersby, M., Gaull, K., The energetic costs of calling in the bushcricket *Requena verticalis* (Orthoptera: Tettigoniidae: Listroscolidinae), *Journal of Experimental Biology*, 178(1), 21-37, **1993**

- [218] Schul, J., Song Recognition By Temporal cues in a group of closely related bushcricket species (Genus *Tettigonia*), *Journal of Comparative Physiology A*, 183(3), 401-410, **1998**
- [219] Walker, T., Effects of temperature on rates in poikilotherm nervous systems: evidence from the calling songs of meadow katydids (Orthoptera: Tettigoniidae: *Orchelimum*) and reanalysis of published data, *Journal Of Comparative Physiology*, 101(1), 57-69, **1975**
- [220] Martin, S.D., Gray, D.A., Cade, W.H., Fine-scale temperature effects on cricket calling song, *Canadian Journal of Zoology*, 78(5), 706-712, **2000**
- [221] Walker, S.E., Cade, W.H., The effects of temperature and age on calling song in a field cricket with a complex calling song, *Teleogryllus oceanicus* (Orthoptera: Gryllidae), *Canadian Journal of Zoology*, 81(8), 1414-1420, **2003**
- [222] Elliot, S.L., Blanford, S., Thomas, M.B., Host-Pathogen Interactions in a varying environment: temperature, behavioural fever and fitness, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1500), 1599-1607, **2002**
- [223] Blanford, S., Thomas, M.B., Langewald, J., Behavioural fever in the Senegalese grasshopper, *Oedaleus senegalensis*, and its implications for biological control using pathogens, *Ecological Entomology*, 23(1), 9-14, **1998**
- [224] Springate, S., Thomas, M.B., Thermal biology of the meadow grasshopper, *Chorthippus parallelus*, and the implications for resistance to disease, *Ecological Entomology*, 30(6), 724-732, **2005**
- [225] Chown, S.L., Gaston, K.J., Robinson, D., Macrophysiology: Large-scale patterns in physiological traits and their ecological implications, *Functional Ecology*, 18(2), 159-167, **2004**
- [226] May, M.L., Insect thermoregulation, *Annual Review of Entomology*, 24(1), 313-349, **1979**
- [227] Bishop, J.A., Armbruster, W.S., Thermoregulatory Abilities of Alaskan Bees: Effects of Size, Phylogeny and Ecology, *Functional Ecology*, 13(5), 711-724, **1999**
- [228] Merrick, M.J., Smith, R.J., Temperature regulation in burying beetles (*Nicrophorus* spp.: Coleoptera: Silphidae): effects of body size, morphology and environmental temperature, *Journal of Experimental Biology*, 207(5), 723-733, **2004**
- [229] Verdú, J.R., Díaz, A., Galante, E., Thermoregulatory strategies in two closely related sympatric *Scarabaeus* species (Coleoptera: Scarabaeinae), *Physiological Entomology*, 29(1), 32-38, **2004**

- [230] May, M.L., Thermoregulation, *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*, 4, 507-552, **1985**
- [231] Whitman, D.W., Function and evolution of thermoregulation in the desert grasshopper *Taeniopoda eques*, *Journal of Animal Ecology*, 57(2), 369-383, **1988**
- [232] Kingsolver, J.G., Feeding, Growth, and the Thermal environment of cabbage white caterpillars, *Pieris rapae* L, *Physiological and Biochemical Zoology*, 73(5), 621-628, **2000**
- [233] Brakefield, P.M., Ecological studies on the polymorphic ladybird *Adalia bipunctata* in the netherlands. II. population dynamics, differential timing of reproduction and thermal melanism, *Journal of Animal Ecology*, 53(3), 775-790, **1984**
- [234] Brakefield, P., Willmer, P., the basis of thermal melanism in the ladybird *Adalia bipunctata*: differences in reflectance and thermal properties between the morphs, *Heredity*, 54(1), 9-14, **1985**
- [235] Stewart, L.A., Dixon, A.F.G., Why big species of ladybird beetles are not melanic, *Functional Ecology*, 3(2), 165-171, **1989**
- [236] Bittner, T.D., King, R.B., Kerfin, J.M., Effects of body size and melanism on the thermal biology of garter snakes (*Thamnophis sirtalis*), *Copeia*, 2002(2), 477-482, **2002**
- [237] Sagonas, K., Meiri, S., Valakos, E.D., Pafilis, P., The effect of body size on the thermoregulation of lizards on hot, dry Mediterranean islands, *Journal of Thermal Biology*, 38(2), 92-97, **2013**
- [238] Majerus, M., *Melanism: evolution in action*. Oxford University Press, USA, **1998**
- [239] De Jong, P., Brakefield, P., Climate and change in clines for melanism in the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae), *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1390), 39, **1998**
- [240] Kemp, D.J., Krockenberger, A.K., A novel method of behavioural thermoregulation in butterflies, *Journal of Evolutionary Biology*, 15(6), 922-929, **2002**
- [241] Shine, R., Kearney, M., Field studies of reptile thermoregulation: how well do physical models predict operative temperatures?, *Functional Ecology*, 15(2), 282-288, **2001**
- [242] Ballard, J.W.O., Kreitman, M., Is mitochondrial dna a strictly neutral marker?, *Trends in Ecology & Evolution*, 10(12), 485-488, **1995**
- [243] Ramírez-Soriano, A., Ramos-Onsins, S.E., Rozas, J., Calafell, F., Navarro, A., Statistical power analysis of neutrality tests under demographic

- expansions, contractions and bottlenecks with recombination, *Genetics*, 179(1), 555-567, **2008**
- [244] Ramos-Onsins, S.E., Rozas, J., Statistical properties of new neutrality tests against population growth, *Molecular biology and evolution*, 19(12), 2092-2100, **2002**
- [245] Pecsénye, K., Vadkerti, E., Varga, Z., Pattern of genetic differentiation in two *Isophya* species (Orthoptera: Tettigonoidea) in North-east Hungary, *Journal of Insect Conservation*, 7(4), 207-213, **2003**
- [246] Orr, M.R., Porter, A.H., Mousseau, T.A., Dingle, H., Molecular and morphological evidence for hybridization between two ecologically distinct grasshoppers (*Melanoplus sanguinipes* and *M. devastator*) in California, *Heredity*, 72(1), 42-54, **1994**
- [247] Bailey, N.W., Gwynne, D.T., Ritchie, M.G., Are solitary and gregarious Mormon crickets (*Anabrus simplex*, Orthoptera, Tettigoniidae) genetically distinct?, *Heredity*, **95**(2), 166-173, **2005**
- [248] Graur, D., Li, W.-H., *Fundamentals of Molecular Evolution*. Vol. 2. Sinauer Associates Sunderland, MA, **2000**
- [249] Peterson, M.A., Long-distance gene flow in the sedentary butterfly, *Euphilotes enoptes* (Lepidoptera: Lycaenidae), *Evolution*, 50(5), 1990-1999, **1996**
- [250] Peterson, M. A., Denno, R.F., The influence of dispersal and diet breadth on patterns of genetic isolation by distance in phytophagous insects, *The American Naturalist*, 152(3), 428-446, **1998**
- [251] Bailey, N.W., Gwynne, D.T., Ritchie, M.G., Dispersal differences predict population genetic structure in mormon crickets, *Molecular Ecology*, **16**(10), 2079-2089, **2007**
- [252] Bossart, J.L., Pashley Prowell, D., Genetic estimates of population structure and gene flow: limitations, lessons and new directions, *Trends in Ecology & Evolution*, **13**(5), 202-206, **1998**
- [253] Allendorf, F., Isolation, gene flow, and genetic differentiation among populations, *Genetics and conservation*, 51-65, **1983**
- [254] Reed, D.H., Frankham, R., How closely correlated are molecular and quantitative measures of genetic variation? A Meta-analysis., *Evolution*, **55**(6), 1095-1103, **2001**
- [255] Abbott, J.K., Bensch, S., Gosden, T.P., Svensson, E.I., Patterns of differentiation in a colour polymorphism and in neutral markers reveal rapid genetic changes in natural damselfly populations, *Molecular Ecology*, **17**(6), 1597-1604, **2008**

- [256] Mallet, J., Joron, M., Evolution of diversity in warning color and mimicry: polymorphisms, shifting balance, and speciation, *Annual Review of Ecology and Systematics*, **30**(1), 201-233, **2003**
- [257] Castner, J.L., Nickle, D.A., Observations on the behavior and biology of Leaf-Mimicking Katydid (Orthoptera: Tettigoniidae: Pseudophyllinae: Pterochrozini), *Journal of Orthoptera Research*, (4), 93-97, **1995**
- [258] Ouedraogo, R.M., Goettel, M., Brodeur, J., Behavioral thermoregulation in the migratory locust: a therapy to overcome fungal infection, *Oecologia*, **138**(2), 312-319, **2004**

ÖZGEÇMİŞ

Kimlik Bilgileri

Adı Soyadı : Arda Cem Kuyucu

Doğum Yeri : Ankara

Medeni Hali : Bekar

E-posta : ckuyucu@hacettepe.edu.tr

Adresi : Bozhöyük caddesi, 548. Sokak 11/3, Eryaman, Ankara, 06930

Eğitim

Lise: Ankara Atatürk Lisesi, 1997-2000

Lisans: Hacettepe Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü. 2000-2004

Yüksek Lisans: Hacettepe Üniversitesi; Fen Bilimleri Enstitüsü, Biyoloji Anabilim Dalı, 2004-2007

Doktora: Hacettepe Üniversitesi; Fen Bilimleri Enstitüsü, Biyoloji Anabilim Dalı
2007-2013

Yabancı Dil ve Düzeyi

İngilizce: İleri Düzey

Japonca :Orta Düzey

İş Deneyimi

2006 - Araştırma Görevlisi; Hacettepe Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü.

Deneyim Alanları

Populasyon Biyolojisi, Populasyon Genetiği, Ekolojik Fizyoloji

Tezden Üretilmiş Projeler ve Bütçesi

Doğu Karadeniz Bölgesinde Yayılış Gösteren Renk Bakımından Polimorfik *Isophya rizeensis* Türünün Alana Özgü Genetik Yapısının İncelenmesi, Bütçe: 7178 TL.

Doğu Karadeniz Bölgesinde Yayılış Gösteren Barbitistini (Orthoptera: Tettigoniidae: Phaneropterinae) Türlerinde Moleküler Tabanlı Evrimsel Ekolojik Araştırmalar. Bütçe: 97250 TL.

Tezden Üretilmiş Yayınlar

Tezden Üretilmiş Tebliğ ve/veya Poster Sunumu ile Katıldığı Toplantılar